FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

ANNÉE 1963 — N° 238 - Série E

THÈSES

présentées pour le Doctorat ès-Sciences Naturelles

par

Jean MELLINGER

Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Strasbourg

PREMIÈRE THÈSE

Les relations Neuro-Vasculo-Glandulaires dans l'Appareil Hypophysaire de la Roussette, SCYLIORHINUS CANICULUS (L)

(POISSONS ELASMOBRANCHES)

DEUXIÈME THÈSE

Etude histophysiologique du Système Hypothalamo-Hypophysaire de Scyliorhinus Caniculus (L) en état de mélanodispersion permanente

Article paru dans le périodique
« General and Comparative Endocrinology », 3, 1963

IMPRIMERIE ALSATIA COLMAR
1963

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550001_0021

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

ANNÉE 1963 N° 238 - Série E

THÈSES

présentées pour le Doctorat ès-Sciences Naturelles

par

Jean MELLINGER

Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Strasbourg

PREMIÈRE THÈSE

Les relations Neuro-Vasculo-Glandulaires dans l'Appareil Hypophysaire de la Roussette, SCYLIORHINUS CANICULUS (L)

(POISSONS ELASMOBRANCHES)

DEUXIÈME THÈSE

Etude histophysiologique du Système Hypothalamo-Hypophysaire de Scyliorhinus Caniculus (L) en état de mélanodispersion permanente

Article paru dans le périodique
« General and Comparative Endocrinology », 3, 1963

Soutenues le 6 février 1963 devant la commission d'examen :

M. J. BENOIT, *Professeur au Collège de France*

M. J. VIVIEN, *Président*
M. F. STUTINSKY, *Examinateur*
M. Cl. LÉVI, *Examinateur*

Professeurs à la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg

IMPRIMERIE ALSATIA
1963

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

Doyen : M. le Professeur G. MILLOT

Doyens Honoraires :

MM. A. DANJON, A. KIRRMANN, P. LACROUTE, H. J. MARESQUELLE, J. H. VIVIEN

Professeurs Honoraires :

MM. Ed. BAUER	MM. J. DENY	MM. P. L'HÉRITIER
P. DE BEAUCHAMP	Ch. EHRESMANN	A. LICHNEROWICZ
R. BONNET	M. FRÉCHET	L. NEEL
L. BOUNOURE	H. GAULT	H. OLLIVIER
H. CARTAN	L. HACKSPILL	G. RIBAUD
G. CERF	A. HÉE	E. TERROINE
Cl. CHABAUTY	R. HOCART	R. THIRY
A. CHRÉTIEN	A. KIRRMANN	H. VILLAT
A. DANJON	F. LEMÉE	Et. WOLFF

Professeurs :

MM. H. WEISS - T.	Physicochimie des Hydrocarbures
G. HYGEL - T.	Chimie du Pétrole
H. J. MARESQUELLE - T.	Biologie végétale
A. ROUSSEL - T.	Calcul différentiel et intégral et théorie des fonctions
H. FORESTIER - T.	Chimie générale
Ch. SADRON - T.	Physicochimie macromoléculaire
J. ROTHÉ - T.	Physique du Globe
P. LACROUTE - T.	Astronomie
J. H. VIVIEN - T.	Zoologie et Embryologie expérimentale
L. BOISSELET - T.	Chimie analytique du Pétrole
A. MAILLARD - T.T.P.	Chimie
S. GORODETZKY - T.	Physique générale et Physique nucléaire.
L. SACKMANN - T.T.P.	Mécanique des Fluides
J. BYÉ - T.	Chimie minérale et Chimie physique
R. LOMBARD - T.	Chimie organique
Mlle M. PEREY - T.	Chimie nucléaire
MM. Ph. PLUVINAGE - T.	Physique expérimentale
S. GOLDZTAUB - T.	Minéralogie et Pétrographie
P. JOLY - T.	Biologie générale
H. BENOIT - T.	Physique générale
J. L. KOSZUL - T.	Topologie
P. CUER - T.	Physique générale et Physique corpusculaire
G. MILLOT - T.	Géologie et Paléontologie

	R. Lecolazet - T.T.P.	Physique du Globe
	H. Saucier - T.T.P.	Minéralogie
	E. Rohmer - T.	Chimie
Mlle	S. Gillet - T.T.P.	Paléontologie
Mlle	A. Gagnieu - T.T.P.	Botanique
MM.	R. Thom - T.	Analyse supérieure
	S. Nikitine - T.	Physique générale
	F. Stutinsky - T.	Physiologie générale
	B. Wurtz - P.S.C.	Chimie biologique
	J. Brenet - T.T.P.	Chimie physique
	G. Ourisson - T.T.P.	Chimie
	Fr. Stéphan - P.S.C.	Zoologie
	Cl. Lévi - T.T.P.	Biologie générale
	A. Coche - T.T.P.	Physique nucléaire
	R. Cerf - T.T.P.	Physique
	M. Berger - T.T.P.	Mathématiques
	J. Frenkel - T.T.P.	Mathématiques
	P. Taglang - T.	Physique
	J. P. Lonchamp - P.S.C.	Physique
	J. Boscher - P.S.C.	Mécanique des Fluides
	A. Deluzarche - T.T.P.	Chimie
	J. B. Donnet - T.T.P.	Chimie physique
	R. Armbruster - P.S.C.	Physique
	A. Roche - P.S.C.	Physique du Globe
	L. Hirth - T.	Microbiologie
	J. Yoccoz - T.	Physique théorique
	A. Sigot - P.S.C.	Zoologie
	J. Cogné - P.S.C.	Géologie
	A. Fuchs - T.	Mécanique rationnelle
	A. Gallmann - P.S.C.	Physique
	P. Mialhe - T.T.P.	Physiologie animale

Maîtres de Conférences :

MM.	J. Parrod	Chimie
	R. Wey	Chimie
	J. Wucher	Physique
Mme	D. Magnac	Physique
Mme	M. Brini	Chimie
MM.	M. Daune	Physique
	J. P. Adloff	Chimie nucléaire
	J. Grémillard	Mathématiques
	G. Perny	Physique
	J. Levisalles	Chimie
	D. Bernard	Méthodes Mathématiques de la Physique
	R. Baro	Physique
	G. Lapraz	Botanique
	H. Danan	Physique

M. ZISMAN	Mathématiques
E. DANIEL	Physique
F. NORGUET	Mathématiques
P. CHEVALLIER	Physique
J. LERAY	Physique
H. DURANTON	Botanique
R. WEISS	Chimie
P. CARTIER	Mathématiques
J. P. SCHWING	Chimie
G. MONSENEGO	Physique
P. GABRIEL	Mathématiques
M. SISKIND	Physique

Secrétaire : M. G. SAINT-PÉ

A mon maître

Monsieur Jean H. Vivien

Doyen honoraire de la Faculté des Sciences de Strasbourg.

Professeur titulaire de la Chaire de Zoologie et Embryologie expérimentale.

Directeur du Département des Applications biologiques, Centre de Recherches Nucléaires de Cronenbourg

JEAN MELLINGER

Maître-Assistant
à la Faculté des Sciences de Strasbourg

Les relations Neuro-Vasculo-Glandulaires dans l'Appareil Hypophysaire de la Roussette, Scyliorhinus Caniculus (L)

(POISSONS ELASMOBRANCHES

AVANT-PROPOS

La Thèse que je présente est le fruit d'une recherche librement poursuivie sur l'appareil hypophysaire des Poissons Elasmobranches. En un temps où le travail en équipe et la recherche dirigée rallient des suffrages de plus en plus nombreux, il pourrait paraître hérétique de souligner que les résultats de ce travail furent acquis, pour la plupart, d'une manière fortuite et au cours d'une investigation solitaire, sans idées préconçues. C'est un fait, que je ne chercherai pas à dissimuler. Mais, s'il me paraît impossible que l'élaboration de cette Thèse ait pu s'accommoder d'une contrainte quelconque, elle n'aurait pas pu aboutir non plus sans la sollicitude de plusieurs personnes, auxquelles je suis heureux d'adresser mes remerciements.

Mon maître M. le Professeur J. H. Vivien m'a accueilli au Laboratoire de Zoologie et Embryologie expérimentale, m'offrant un poste d'assistant tout en me permettant de continuer mes études. En me chargeant d'analyser le complexe hypophysaire des Elasmobranches, il me laissait en partage un domaine dans lequel la recherche ne pouvait manquer d'être fructueuse. Non seulement il m'a guidé et encouragé sans cesse, mais il a, bien souvent durant ces années, sacrifié son propre travail scientifique pour assurer que le mien se poursuivît dans les conditions les meilleures. C'est ainsi que j'ai pu disposer des installations perfectionnées du Centre de Recherches Nucléaires de Cronenbourg. J'ai la joie de témoigner à mon maître ma très grande reconnaissance.

M. E. Follenius, mon aîné dans la Recherche biologique, fut mon initiateur dans les problèmes et les techniques intéressant l'hypophyse. Longtemps, nous avons travaillé côte à côte, lui sur les Téléostéens, moi-même sur les Elasmobranches, en échangeant constamment nos informations et nos idées. Mieux qu'un enseignement systématique, cette collaboration dynamique m'a permis d'accéder rapidement dans le domaine complexe de la physiologie hypophysaire. Il m'est agréable de le remercier comme un ami.

M. le Docteur A. Porte, Chef du Service de Microscopie Electronique de l'Institut d'Anatomie Pathologique (Faculté de Médecine de Strasbourg), compte parmi les premiers biologistes qui étudièrent les transformations physiologiques des structures cytoplasmiques à l'aide de l'instrument nouveau et prodigieux que représentait le microscope électronique. En me faisant profiter de son expérience et en me permettant de disposer d'un équipement éprouvé, le Dr Porte m'a permis de résoudre quelques problèmes difficiles de cytologie hypophysaire chez la Roussette. Qu'il trouve ici l'assurance de ma profonde gratitude.

M. le Professeur G. Petit, Directeur du Laboratoire Arago (Faculté

des Sciences de Paris), à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), m'a autorisé à faire de longs séjours dans son service, où j'ai pu commencer ce travail dans des conditions parfaites. Je lui exprime mes remerciements les plus vifs.

M. le Professeur R. Defretin, Directeur de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux (Pas-de-Calais) (Faculté des Sciences de Lille), me permit ensuite de continuer mes récoltes et mes expériences dans cette station plus proche de Strasbourg. Je lui suis très reconnaissant de son hospitalité cordiale et de la libéralité avec laquelle il a mis à ma disposition les installations de l'Institut. J'adresse aussi mes remerciements à M. P. Régnier qui m'a secondé avec dévouement. Il a assuré, en particulier, les élevages expérimentaux pendant de longs mois.

M. le Professeur J. Benoit, en acceptant de faire partie du Jury, m'a fait un très grand honneur. En le remerciant, je suis heureux de reconnaître la dette que j'ai envers lui, puisque mon travail fut inspiré dans une large mesure par ses découvertes et par celles de son école sur le système hypothalamo-hypophysaire du Canard.

M. le Professeur F. Stutinsky a contribué par ses travaux à fonder l'histophysiologie du complexe hypophysaire. Aussi, je considère sa présence dans le Jury comme une faveur toute particulière et je l'en remercie bien vivement.

M. le Professeur Cl. Lévi s'est bien souvent intéressé à mes recherches et m'a prodigué les meilleurs encouragements; je l'assure de ma reconnaissance sincère.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 19

HISTORIQUE 23

1) Topographie de l'hypothalamus 23
2) Lobes et parties de l'hypophyse 25
3) Vascularisation de l'hypothalamus 27
4) Relations hypothalamo-hypophysaires 28
A. Innervation 28
B. Vascularisation 30
5) Cytologie hypophysaire 31
A. Lobe neuro-intermédiaire 31
B. Lobe ventral 32
C. Lobe antérieur 33
6) Sac vasculaire 34

MATÉRIEL ET MÉTHODES 37

RÉSULTATS 47

I - Anatomie générale de l'hypothalamus et de l'hypophyse 47

1) Aspect extérieur 47
A. Hypothalamus et portion juxta-neurale de l'hypophyse 47
B. Base cranienne et lobe ventral de l'hypophyse 52
2) Cavités de l'hypothalamus 65
3) Cavités de l'hypophyse et structure de la glande 66
A. Hypophyse de l'adulte 66
B. Développement embryonnaire 70
4) Centres et voies de l'hypothalamus 73
A. Hypothalamus antérieur 74
B. Hypothalamus postérieur 75
C. Voies nerveuses de la pars infundibularis 77
5) Comparaison avec d'autres Sélaciens 80
A. Raja clavata 80
B. Torpedo marmorata 85

II - Vascularisation de l'hypothalamus et de l'hypophyse 90

1) Artères 90
A. Branches des artères carotides et cérébrales 90
B. Artère préoptique 92
C. Artère hypothalamique intérieure 92
D. Artère hypothalamique supérieure 93
2) Veines 93
A. Veines du lobe ventral 93

B. Veines de la portion juxta-neurale de l'hypophyse 94
C. Veines de l'hypothalamus antérieur 96
3) Capillaires 96
A. Capillaires de la lame terminale 96
B. Capillaires des régions internes de l'hypothalamus 98
C. Plexus capillaire spécial juxta-hypophysaire 99
D. Plexus capillaires adénohypophysaires 110
4) Circulation du sang 113

III - Structure des systèmes neurosécrétoires et du sac vasculaire 114
1) Le système neurosécrétoire préoptico-hypophysaire 115
A. Le noyau préoptique 115
B. Le faisceau préoptico-hypophysaire 119
C. Les terminaisons proximales 123
D. Les terminaisons distales 127
2) Le système neurosécrétoire tubéral 128
A. Le noyau du tuber 128
B. La voie neurosécrétoire 133
C. Lieux de terminaison 137
3) Le sac vasculaire 138
A. La cellule de Boeke 138
B. Distribution des cellules de Boeke 144
C. Relations entre le sac vasculaire et le lobe neuro-intermédiaire 145

IV - Variétés cellulaires de l'adénohypophyse 146
1) Catégories cellulaires du lobe antérieur 146
A. Cellules T et cellules Q 146
B. Tissu axial 161
2) Catégories cellulaires du lobe ventral 169
3) Cellules du lobe neuro-intermédiaire 173
4) Fonctions possibles des cellules T, Q, V et I 174
A. Variations normales des cellules endocrines 177
B. Etude d'un cas pathologique 181
C. Analyse expérimentale 182

DISCUSSION ET CONCLUSIONS 185
1) L'hypophyse de la Roussette comme type d'hypophyse des Elasmobranches 185
A. Parties de la glande 185
B. Catégories de cellules endocrines 186
C. Comparaison avec l'hypophyse des Téléostéens 187
D. Système porte hypophysaire 188
E. Plexus périneural et plexus primaire 189
F. Les vaisseaux portes hypophysaires 189
2) Conséquences physiologiques de certaines particularités structurales de l'hypophyse de la Roussette 190
A. Fonction gonadotrope 190
B. Fonction thyréotrope 192

C. Fonction corticotrope 193
D. Fonction somatotrope 193
E) Fonction mélanotrope 194

RÉSUMÉ 195
Summary 197

BIBLIOGRAPHIE 199

Abréviations courantes

Les flèches indiquent le sens de la circulation sanguine dans les vaisseaux.

Le trait inscrit sur les clichés de microscopie électronique (M.E.) représente 1 micron.

II = nerfs optiques
III = nerfs oculomoteurs
IV = nerfs pathétiques
3^{ev} = troisième ventricule
ACA = artères cérébrales antérieures
ACC = artères cérébrales communes
ACP = artères cérébrales postérieures
AHI = artères hypothalamiques inférieures
AHS = artères hypothalamiques supérieures
APO = artères préoptiques
B = « membranes » basales
BAS = artère basilaire
CAP = capillaires
CAR = artères carotides internes
CH = chiasma optique
EM = éminence médiane
ERG = ergastoplasme
F= fibrilles
FHH = faisceau hypothalamo-hypophysaire
FPH = faisceau préoptico-hypophysaire
g = granules
G = appareil de Golgi
INF = infundibulum
L = inclusion lipidique
LA = lobe antérieur de l'hypophyse
LI = lobes inférieurs de l'hypothalamus
LM = lobe médian de l'hypothalamus (= EM)
LNI = lobe neuro-intermédiaire de l'hypophyse
LT = lame tubérale de la TLA
LV = lobe ventral de l'hypophyse
Ly = inclusion du type lyposome
M = mitochondrie
N = noyau cellulaire
ND = noyau(x) diffus thalamo-hypothalamique(s)
NLI = noyau des lobes inférieurs (pair)
NM = noyau hypothalamique médian (pair)
NPO = noyau préoptique (pair)
NT = noyau du tuber (impair)
PI = pédoncule interhypophysaire
QLA = queue du lobe antérieur
r = ribosomes (grains de Palade)
RP = récessus postérieur
RPO = récessus préoptique
SV = sac vasculaire (*dl*, diverticules latéraux; *dd*, d. dorsal)
T = tige pituitaire
TLA = tête du lobe antérieur
TP = tubercule postérieur (impair)
V = vésicules, ou citernes, cytoplasmiques
VAL = veines afférentes latérales
VH = veine hypophysaire
vs = vésicules « synaptiques »

INTRODUCTION

L'étude de l'appareil hypophysaire des Vertébrés rassemble, dans une étroite collaboration, de nombreux biologistes de toutes les disciplines, auxquels elle offre des sujets de recherche variés.

La mise en évidence dans l'hypophyse, par les physiologistes, de principes hormonaux aussi divers que le principe stimulant les mélanocytes (MSH de la nomenclature anglo-saxonne), les principes somatotrope (STH), antidiurétique (ADH), ocytocique, vasotocique, que les hormones corticotrope (ACTH), folliculostimulante (FSH), lutéinisante (LH) et thyréotrope (TSH), pose à l'histologiste un problème extrêmement ardu. Avant 1950, on avait reconnu plusieurs variétés cellulaires dans l'hypophyse. Grâce à des techniques de coloration telles que les méthodes trichromiques, il était possible de différencier les cellules suivant leurs propriétés tinctoriales. On parlait de « basophiles », ou cyanophiles, prenant les colorants bleus, à faible pouvoir de diffusion, de cellules « acidophiles », colorées électivement en rouge ou en jaune par les colorants « acides », à pouvoir de diffusion supérieur. Le point culminant de ces études fut marqué par la monographie de Romeis (1940). A l'aide d'une méthode fort compliquée, Romeis parvenait à définir, dans le lobe antérieur de l'hypophyse humaine, cinq catégories cellulaires distinctes, désignées par les lettres α, β, γ, δ, ε, en attendant de mieux connaître leur signification physiologique. Dès lors, on pouvait penser qu'il serait un jour possible d'identifier le type cellulaire responsable de la sécrétion de chacune des hormones connues.

Ce but a été poursuivi au cours de ces dix dernières années au moyen de techniques histochimiques, comme la méthode à l'acide periodique-Schiff (PAS) de Mc Manus (1946), introduite par Pearse (1948), et la fuchsine-paraldéhyde de Gomori (AF) [1], introduite par Halmi (1952), dont la préparation a été normalisée par Gabe (1953). Certains travaux permettaient de penser que les produits de sécrétion ainsi mis en évidence correspondaient, dans une certaine mesure, aux hormones isolées au même moment par les biochimistes. Guidés par ce nouveau fil conducteur, les chercheurs ont pu établir que l'hormone thyréostimulante (TSH) est produite par les cellules δ, l'hormone folliculostimulante (FSH) par les cellules β, l'hormone lutéinisante (LH) par les cellules γ, la prolactine par les cellules ε, et l'hormone somatotrope (STH) par les cellules α, dont certaines sont probablement la source de l'hormone adrénocorticotrope (ACTH).

Ces progrès très rapides de nos connaissances sont dus, pour une

---

[1] AF = « aldehyd-fuchsin »; abréviation dont l'usage a été imposé par les auteurs anglo-saxons.

large part, à Herlant et à ses collaborateurs. Se basant au départ sur des espèces très favorables, comme le Murin (1956), Marc Herlant a étendu systématiquement ses résultats à d'autres Mammifères, à des Oiseaux, Reptiles, Amphibiens et même à certains Téléostéens, par ses propres travaux ou par ceux qu'il a suscités. Un tableau cytochimique de la fonction antéhypophysaire de ces Vertébrés a ainsi été établi (cf. Herlant, 1960). Si les réactions cellulaires apparaissent assez variables suivant les espèces, l'étude des cycles physiologiques et l'expérimentation ont permis de surmonter presque toutes les difficultés d'identification. Il serait possible de retrouver, de l'Homme à l'Anguille, les équivalents des types cellulaires de Romeis.

L'autre grand problème que posait l'adénohypophyse était celui du contrôle de ses activités par l'hypothalamus, régulation dont les travaux expérimentaux révélaient l'ampleur. L'innervation était connue, et l'on a pensé qu'elle devait remplir un rôle sécrétomoteur. Or, cette idée, pourtant naturelle, n'a pas encore réussi à s'imposer actuellement (cf. Holmes et Zuckerman, 1960). On a fait appel à des mécanismes très particuliers, dont la découverte est récente.

Ce fut tout d'abord celle de la *neurosécrétion hypothalamique.* Dès 1928, Scharrer montrait que les neurones du noyau préoptique du Vairon *(Phoxinus)* contenaient de grandes quantités de sécrétat acidophile. En 1936, il étendait sa découverte aux centres végétatifs des Téléostéens les plus variés, retrouvant des aspects neurosécrétoires semblables dans le noyau latéral du tuber, en particulier, et observant le déplacement de ces substances le long des fibres nerveuses. Dès lors, on pouvait soupçonner que les substances « colloïdes » présentes dans le lobe postérieur de l'hypophyse n'avaient pas d'autre origine que l'hypothalamus. Des conceptions aussi révolutionnaires ne pouvaient évidemment que se heurter à une opposition générale des neurologistes. En découvrant qu'il était possible de colorer le neurosécrétat préoptique d'une manière élective par l'hématoxyline de Gomori, Bargmann (1949) a permis à la théorie de la neurosécrétion de s'imposer et d'être généralisée au monde animal tout entier (cf. Scharrer E. et Scharrer B., 1954). Dans le cas particulier de l'hypophyse, on ne tarda pas à démontrer que les hormones dites « posthypophysaires » étaient sécrétées en réalité par les neurones neurosécréteurs de l'hypothalamus antérieur et véhiculées dans leurs axones jusque dans le lobe nerveux, servant de réservoir. Le neurosécrétat colorable ne correspond pas à ces hormones, mais seulement à leur protéine-support dépourvue d'activité biologique, la neurophysine (sur les propriétés histochimiques de celle-ci, cf. Gabe, 1959). Il ne faut cependant pas oublier que d'autres noyaux peuvent être neurosécréteurs et que leur neurosécrétat peut échapper complètement à l'examen microscopique. Ainsi le noyau latéral du tuber des Téléostéens est sans doute aussi important pour le contrôle de l'hypophyse que le noyau préoptique, mais son étude est moins avancée à cause de la difficulté que l'on éprouve à colorer les substances dont il est la source et dont le rôle, d'ailleurs, nous échappe.

Le deuxième lien hypothalamo-hypophysaire découvert intéresse surtout le lobe antérieur de l'hypophyse. En 1930, Popa et Fielding remarquèrent la présence d'un *système porte* unissant, chez l'Homme, le lobe antérieur à l'*éminence médiane*. Cette découverte fut suivie d'une controverse sur le sens de la circulation dans le système, jusqu'à ce que les observations *in vivo* de Houssay, Biasotti et Sammartino (1936), Green (1947), Green et Harris (1949), etc. eussent démontré qu'il s'agissait bien d'un courant sanguin partant de l'éminence médiane pour traverser le lobe antérieur. Il n'échappa point à un certain nombre de chercheurs que ce système permettait d'expliquer au mieux de nombreux faits physiologiques; il suffisait d'admettre que des substances, actives sur les cellules du lobe antérieur, étaient libérées par les fibres nerveuses au contact des capillaires primaires du système porte, puis transportées par les vaisseaux portes vers la glande. Le principal promoteur de cette *théorie neuro-humorale* est Harris (1948).

Pour des raisons techniques, il était plus facile de pousser l'étude anatomique des vaisseaux hypophysaires que de préciser exactement les rapports neuro-vasculaires dans l'éminence médiane. La vascularisation hypophysaire des Mammifères est actuellement connue dans tous ses détails (Koritké et Duvernoy, 1960; Landsmeer, 1960). Green (1951) avait bien publié un essai d'anatomie comparée, mais son travail ne tenait pas compte de nombreuses particularités propres à chaque classe de Vertébrés. Nous disposons actuellement de renseignements plus détaillés, chez les Oiseaux (Wingstrand, 1951; Benoit et Assenmacher, 1951; Assenmacher, 1952), les Reptiles (Enemar, 1960, 1961; Grignon et Grignon, 1960), les Urodèles (Peyrot, 1960), les Anoures (Cruz, 1956, 1959), les Dipneustes (Wingstrand, 1956), les Téléostéens (Follenius, 1960, 1961) et les Elasmobranches (Mellinger, 1960 a et b; Meurling, 1960). On peut considérer l'existence d'un système porte comme probable chez les Agnathes (Olsson, 1959). Il ne manquerait que chez les Téléostéens.

Dans certains cas, les contacts entre les fibres neurosécrétoires et les capillaires primaires de l'éminence médiane sont apparus réguliers et nets à l'examen histologique (Benoit et Assenmacher, 1951; Dawson 1957) et au microscope électronique (Kobayashi, Bern, Nishioka et Hyodo, 1961; Mellinger, Follenius et Porte, 1962). Chez d'autres espèces, cette zone de contact neuro-vasculaire proximale serait un lieu de terminaison réservé plutôt à des fibres non neurosécrétoires (Barry et Cotte, 1960, 1961). Chez la Grenouille, Worthington, Shealy et Blakely (1961) n'observent pas moins de 5 zones et 5 types de granulations dans l'éminence médiane *in vivo*. Comme on le voit, la structure de cette région est à peine connue et il est actuellement impossible d'en donner un schéma d'ensemble valable pour tous les Vertébrés. On peut du reste se demander si les études aboutiront à un tel schéma ou feront ressortir des différences profondes entre les différents groupes de Vertébrés.

HISTORIQUE

Quand, en 1958, nous avons entrepris l'étude du système hypothalamo-hypophysaire d'un Poisson Sélacien, la Petite Roussette [1] *Scyliorhinus caniculus* (L.), on ne disposait que de données fragmentaires ou discordantes sur la morphologie, la cytologie, la vascularisation et l'innervation de la glande pituitaire des Elasmobranches. La question apparaissait d'autant plus complexe que le sac vasculaire, organe absolument énigmatique, se trouve chez ces Poissons étroitement associé à l'hypophyse, si bien que son étude s'imposait.

1) TOPOGRAPHIE DE L'HYPOTHALAMUS

Viault (1876), Rohon (1877) et Sanders (1886) ont décrit l'encéphale des Plagiostomes dans ses grandes lignes, à l'aide de techniques histologiques simples. Edinger (1895) a pu découvrir avec la méthode de Weigert les voies nerveuses et les centres de l'hypothalamus, qu'il nomme *pars infundibularis* et qu'il subdivise en : partie médiane (*Mittelteil),* lobes latéraux (= lobes inférieurs), lobe postérieur (*saccus infundibuli*) et sac vasculaire. Haller (1898) distingue sur les coupes transversales : la matière grise sous-épendymaire (*Ganglienzellschicht*) et la zone nucléaire externe (*noyau diffus du thalamus*), ceci dans la région dorsale de l'hypothalamus. Ventralement, deux *ganglions ventraux (ventrale Zwischenhirnganglionen)* occuperaient une situation comparable à celle des noyaux infundibulaires des Téléostéens, mais seraient formés de cellules petites, arrondies et très dispersées. Haller a précisé la terminaison des *tractus pallii* (*Mantelbündel*) dans ces ganglions et dans les lobes inférieurs, après leur croisement dans la décussation post-optique inférieure. Mais une partie des fibres ne se croisent pas et abordent les lobes inférieurs par le haut. La commissure post-optique supérieure, ou commissure transverse, est traversée par des fibres d'origine tegminale, également destinées aux ganglions ventraux, qui reçoivent d'autre part une partie du tractus olfactif basal. Celui-ci va aboutir principalement dans la région postérieure de l'hypothalamus et dans les lobes inférieurs; il ne descend pas jusque dans le mésencéphale. D'après Catois (1902), sa portion ventrale serait ascendante.

[1] Nous écrivons avec une majuscule le nom de l'espèce; avec une minuscule, le même mot désigne un ou plusieurs individus appartenant à cette espèce (roussette); « Roussette » signifie : l'espèce *Scyliorhinus caniculus* (L.).

TABLEAU I
NOMENCLATURES DES NOYAUX HYPOTHALAMIQUES

Noms proposés	Haller 1898	Houser 1901	Sterzi 1909	Bäckström 1924 Charlton 1932
N. préoptique pars magno- et parvocellulaires	Ganglienzell-schicht	N. strati grisei	partie rostrale du N. interne du thalamus	N. préoptique
N. sous-épendymaire(s)	» (N. anterior thalami)	»	N. interne du thalamus	
N. médians	ventrale Zwischenhirn-ganglionen	région post-chiasmatique	N. médial hypothalamique	
N. du tuber				
N. des lobes inférieurs	N. der Lobi inferiores + Vereinigungs-gebiet		N. diffus des lobes inférieurs	
N. externe thalamo-hypothalamique ou noyau diffus	N. diffusus thalami	N. geniculatus	N. latéral hypothalamique + N. pédonculaire	

Ariëns Kappers (1906) reconnaît l'existence de tractus thalamo-lobaires (homologues du faisceau de Vicq d'Azyr) et mésencéphalo-lobaires, d'une part, lobo-cérébelleux et lobo-pédonculaires, d'autre part. Dans le traité d'Ariëns Kappers, Huber et Crosby (1960), sa description se trouve compliquée d'une manière peut-être excessive. Sterzi (1909) avait déjà rassemblé, dans son ouvrage monumental, toutes les données antérieures auxquelles il ajouta sa nomenclature personnelle (Tableau I). Wallenberg (1907) a tenté de vérifier expérimentalement ces déterminations de faisceaux, sans obtenir de résultats nets. Etudiant la névroglie, Burckhardt (1907) est parvenu à la conclusion que la structure des parois de l'hypothalamus est une des plus simples de tout l'encéphale.

Houser (1901) a décrit chez *Mustelus canis,* sur les grands neurones du *Nucleus strati grisei* (notre noyau préoptique), les terminaisons de fibres du tractus strio-thalamique et strio-hypothalamique. En dehors de ces connexions d'origine olfactive, le noyau préoptique serait en relation avec la rétine par l'intermédiaire du « noyau géniculé ». D'après Bäckström (1924), des fibres du nerf terminal y aboutiraient aussi. Peu d'auteurs (Charlton, 1932; Boon, 1939) l'ont étudié. Mazzi (1952) et Scharrer (1952) lui appliquent, chez les Roussettes, la méthode à l'hématoxyline chromique - phloxine, qui leur permet de mettre en évidence le système neurosécrétoire préoptico-hypophysaire et en particulier

l'aboutissement de la voie neurosécrétoire parmi les cellules du lobe neuro-intermédiaire de l'hypophyse.

2) LOBES ET PARTIES DE L'HYPOPHYSE

La reconnaissance des différentes parties de l'hypophyse des Elasmobranches a été laborieuse et a donné naissance à une synonymie compliquée. Le Tableau II établit la correspondance entre la nomenclature appliquée par chaque auteur et la nôtre. On note que certains auteurs ont repris des termes anciens sans tenir compte de leur sens originel : par exemple, le *rostral lobe* des auteurs anglo-saxons récents n'est pas le *lobo rostrale* de Sterzi (1909).

Ce dernier a choisi *Acanthias vulgaris* comme type pour une étude approfondie et estime qu'il y a peu de différence entre ce squale et les nombreuses autres espèces qu'il passe en revue. Les deux zones d'attache de l'hypophyse sont délimitées et séparées par les rebords internes des lobes inférieurs; ce sont : le *sillon hypophysaire*, contenant le lobe antérieur, et l'*aire hypophysaire*, supportant le lobe dorsal.

TABLEAU II

NOMENCLATURES DES LOBES HYPOPHYSAIRES DES ELASMOBRANCHES

Auteurs	Lobe neuro-intermédiaire	Lobe antérieur	Lobe ventral
B. Haller 1898	Hypophysenkopf	Ober-hypophysensack	Unter-hypophysensack
Sterzi 1904	porzione superiore = p. cromofoba	porzione anteriore = p. cromofila	porzione posteriore
Gentes 1907	tête de l'hypophyse, segment postérieur, etc... (sac supérieur)	lobe antérieur, segment moyen, etc...	segment antérieur (Torpille), sac inférieur
Burckhardt 1907	lobus anterior	lobus terminalis + lobus medianus	lobus posterior
Sterzi 1909	lobo dorsale	lobo rostrale + sacco dorsale	lobo posteriore = sacco ventrale
Tilney 1911	distal epithelial portion	juxta-neural portion	(non décrit)
Stendell 1914	Zwischenlappen	Hauptlappen = Hauptschlauch + Nebenschläuche	Ventralsäckchen des Hauptlappens
Aresú 1914	lobo dorsale = l. posteriore + l. intermedio (?)	lobo rostrale + sacco dorsale	(non vu)

Auteurs	Lobe neuro-intermédiaire	Lobe antérieur	Lobe ventral
Baumgartner 1915	superior lobe	anterior lobe	inferior lobes
De Beer 1926	pars intermedia	pars anterior	ventral lobe
Pokorny 1926	Drüsenteil = Zwischenteil = Hinterlappen	Vorderlappen + (Squatina) Mittellappen	Ventralsäckchen
Howes 1936	pars intermedia	pars anterior à 3 régions	pars ventralis
Carare Comes 1935 Ranzi 1936	lobo intermedio	lobo anteriore	lobo ventrale
Norris 1936 et 1941 Pickford et Atz 1957	superior lobe, metaadeno-hypophysis	anterior lobe = proadenohypo-physis + meso-adenohypophysis	ventral lobe
Lewis et Butcher 1936	pars intermedia	rostral lobe = pars distalis + p. medialis	pars ventralis
Expérimentateurs anglo-saxons depuis 1936	neuro-interme-diate lobe	anterior lobe = rostral lobe	pars ventralis = ventral lobe
May et Veil 1938 (Torpedo marmor.)	partie intermédio-postérieure	partie principale, p. moyenne etc. + languette antérieure	segment trian-gulaire pré-chiasmatique, etc.
Speciale 1947	parte epiteliale juxta-nervosa	lobo rostrale	lobo ventrale (parte epiteliale distale)
Vivien 1958	lobe neuro-intermédiaire	lobe antérieur = tête + queue + lame tubérale	lobe ventral
Della Corte 1961	lobo neuro-intermedio	lobo rostrale + sacco dorsale	lobo ventrale
Nomenclature proposée par l'auteur	lobe neuro-intermédiaire	lobe antérieur = TLA + QLA, ou bien : = lobe rostal + l. mé-dian	lobe ventral, ou étage inférieur de la méso-ADH
	portion juxta-neurale de l'hypophyse		portion ventrale

Un élève de Sterzi, Aresú (1914) a étudié l'hypophyse de la Chimère. Il subdivise le lobe dorsal en deux : une partie postérieure (*corpo, lobo posteriore*) et une partie antérieure (*rigontiamento, lobo intermedio*), dont la signification est inconnue. Le lobe ventral, isolé dans une fosse du plancher cranien située sous le chiasma optique, lui échappe; il ne sera découvert que par Kolmer (1923) et décrit en détail par Fahrenholz (1928).

Burckhardt (1907) a laissé une description précise de l'hypophyse de

Scymnus lichia. Au départ du pédoncule interhypophysaire reliant le lobe antérieur au lobe ventral, il figure un nouveau lobe, le *lobe médian,* cordiforme, creusé de sillons convergeant ventralement. POKORNY (1926) le retrouve chez l'Ange *(Squatina angelus),* mais préfère distinguer chez *Scymnus* deux parties dans le lobe neuro-intermédiaire, comme ARESÚ l'a fait chez la Chimère, sans en donner la raison. La subdivision de l'hypophyse en quatre parties a été préconisée aussi par NORRIS (1936), LEWIS et BUTCHER (1936), PICKFORD et ATZ (1957) et par VIVIEN (1958).

3) VASCULARISATION DE L'HYPOTHALAMUS

Excepté AYERS (1889), qui croyait pouvoir attribuer l'irrigation de l'hypothalamus à une « aorte craniale » impaire, sous-cordale, les auteurs ayant étudié les artères cérébrales sont généralement d'accord pour les faire dériver des carotides internes. Dans la boîte cranienne, celles-ci donnent de chaque côté une *A. cérébrale commune,* bifurquée à angle droit en face des lobes inférieurs, d'où la nomenclature à deux cérébrales (*A. cér. antérieure – A. cér. postérieure*) adoptée par plusieurs auteurs : HYRTL (1858, 1872), PARKER (1886), HOFMANN (1900), ARIËNS KAPPERS (1933) et HASEGAWA (1960). HOFMANN et ARIËNS KAPPERS emploient d'autres termes; leurs « A. cérébrales antérieures » sont des vaisseaux secondaires.

Au contraire, O'DONOGHUE et ABBOT (1928), imités par CORRINGTON (1930) qui tente de faire la synthèse des travaux antérieurs, conservent la nomenclature à trois cérébrales principales, inspirée de l'anatomie humaine : le rameau cranial devient l'*A. cérébrale moyenne,* d'où l'*A. cérébrale antérieure* part en direction de la région préoptique, tandis que le rameau caudal issu de la bifurcation majeure conserve le nom d'*A. cérébrale postérieure.* Rejoignant son homologue pour former l'*A. basilaire,* l'A. cérébrale postérieure passe *au-dessus* du nerf moteur oculaire commun, contrairement à l'A. communicante postérieure des Mammifères supérieurs (ARIËNS KAPPERS). Chez certaines espèces, les carotides sont réduites, et les cérébrales dérivent alors des A. pseudobranchiales efférentes.

Pour les uns, les carotides internes se terminent par l'anastomose qui correspond au sinus céphalique de l'embryon (O'DONOGHUE et ABBOT). Pour les autres, elles se poursuivent au delà de ce « chiasma carotidien » jusqu'au départ de l'A. ophtalmique, que CORRINGTON considère d'ailleurs comme l'arrivée de l'A. pseudobranchiale efférente. Celle-ci s'anastomose avec son homologue chez *Squatina* (CARAZZI, 1905).

L'*A. des lobes inférieurs* a été décrite par HOFMANN (1900); elle naît chez la Raie de la bifurcation des cérébrales communes. CARAZZI (1905), BURCKHARDT (1907, 1911), STERZI (1909), qui la nomme *A. hypencéphalique,* et O'DONOGHUE et ABBOT (1928) l'ont revue chez les espèces les plus variées. Les trois derniers auteurs lui attribuent l'irrigation de l'hypo-

physe et du sac vasculaire, alors que Burckhardt a observé chez *Scymnus lichia* une artère du sac vasculaire spéciale. Chez *Dasyatis akajei,* Hasegawa (1960) définit des *A. hypophysaires antérieures* et *moyennes* qui irriguent toute la région infundibulaire. Le lobe antérieur reçoit le sang du plancher infundibulaire; mais il n'y aurait pas de système porte hypophysaire à ce niveau. Cependant, le lobe ventral reçoit directement les *artères hypophysaires postérieures* et possède une circulation entièrement indépendante de celle du reste de la glande et de l'hypothalamus. Ce fait était déjà connu de Waring (1938) chez la Roussette. Hofmann (1900) avait signalé l'existence d'une petite artère hypophysaire directe, partant de l'A. cérébrale postérieure pour aller irriguer sans doute le lobe neuro-intermédiaire, chez la Raie. Meurling (1960, 1962) a confirmé que ce lobe reçoit des artères directes, alors que Green (1951) n'avait vu aucune artère pénétrer dans l'adénohypophyse des Elasmobranches.

Connues depuis Parker (1886), les *veines cérébrales antérieures* et les *veines cérébrales postérieures* ont été considérées par Hofmann (1901), par Sterzi (1909) et par O'Donoghue (1914) comme les débouchés des veines de l'hypophyse et du sac vasculaire. Rex (1891) figure chez des Squaloïdes une veine spéciale, intermédiaire entre ces deux grandes veines. Elle correspond à la « veine hypencéphalique » de Sterzi et aux branches antérieures de la « veine myélonale ventrale » d'O'Donoghue. Nous l'avons retrouvée chez la Roussette et nous l'avons nommée « veine neurhypophysaire » croyant qu'elle participait au drainage du lobe neuro-intermédiaire (Mellinger, 1960 a). Meurling (1960) en a fait au contraire un vaisseau afférent de l'hypophyse, la *veine afférente latérale,* thèse que l'observation *in vivo* a confirmée (Mellinger, 1960 b).

Figurée par Rex (1891) et observée par O'Donoghue (1914), la *veine interorbitaire* ne fut reconnue en tant que véritable *veine hypophysaire* que par Allis (1914, 1923). Elle est contenue dans le *canal pituitaire* transversal situé en arrière de la *fosse pituitaire,* large dépression remplie de tissu fibreux, et au-dessus de la *fenêtre hypophysaire* du plancher cranien.

D'après les mesures de densité capillaire effectuées par Craige (1928) chez *Squalus,* l'hypophyse est très richement vascularisée, mais les lames pré- et post-optiques le seraient pauvrement.

4) RELATIONS HYPOTHALAMO-HYPOPHYSAIRES

A - INNERVATION

Haller (1898) pensait que la séparation entre le processus infundibulaire et l'adénohypophyse était complète. En 1911, Herring affirmait encore : « No nervous tissue enters into the composition of the elasmobranch pituitary. » Mais Edinger (1895) avait bien vu des fibres amyéliniques pénétrer dans le lobe neuro-intermédiaire. Pour Sterzi (1909),

cette innervation intéresse à la fois l'hypophyse et le sac vasculaire, dont elle contrôlerait l'activité sécrétoire présumée. STENDELL (1914) notait que le « lobe intermédiaire » de la Raie renferme une masse de tissu nerveux en son centre. Beaucoup plus tard, DE BEER (1925, 1926) et HOWES (1936) croyaient encore que seules des fibres névrogliques entraient dans le lobe.

L'origine de cette innervation est restée longtemps obscure. Dès 1901, JOHNSTON avait étudié celle du sac vasculaire chez l'Esturgeon et décrit un faisceau passant dans le plancher de l'infundibulum pour gagner, semblait-il, cet organe. Dans les travaux d'ARIËNS KAPPERS (loc. cit.) et de son élève DAMMERMAN (1910), ce faisceau est désigné sous le nom de *tractus thalamo-saccularis*. EDINGER le rattache à la décussation infundibulaire. STERZI parle d'un « noyau du tractus infudibulo-lobaire » qui semble correspondre au noyau du sac vasculaire.

Lorsque fut reconnue l'existence du système neurosécrétoire préoptico-hypophysaire chez les Elasmobranches, en 1952, SCHARRER insista particulièrement sur le caractère virtuel de la *pars nervosa* chez *Scyllium stellaris :* les fibres neurosécrétoires sont mêlées aux cellules intermédiaires. Ceci est aussi valable pour *Sc. caniculus* (MAZZI, 1952), pour les Raies et pour les Torpilles (BARGMANN, 1955). La fusion intime du processus infundibulaire et de la partie supérieure de la poche de Rathke chez le jeune embryon (VAN DE KAMER et SCHUURMANS, 1953) explique que des gliocytes péri-épendymaires d'un certain type, logés dans la paroi du sac vasculaire, puissent envoyer leurs prolongements dans le lobe neuro-intermédiaire, entre les cellules endocrines, sur les capillaires (HORSTMANN, 1954). Les éléments allongés, denses, qui se présentent dans le lobe antérieur sous l'aspect de « cellules de soutien », pourraient d'après HORSTMANN être également de nature névroglique. Nous avions souscrit à cette opinion, étayée par les travaux d'OBERTI (1957) sur les Mammifères; comme nous le verrons, la présence d'éléments nerveux en général dans le lobe antérieur et dans le lobe ventral paraît maintenant exclue. Bien que SCHARRER ait nié la présence des types cellulaires caractéristiques du lobe nerveux des Vertébrés dans le lobe neuro-intermédiaire des Elasmobranches, il y a des pituicytes dans les digitations nerveuses. VAN DE KAMER et VERHAGEN (1954, 1955) et BARGMANN (1955) en décrivent de deux sortes : pituicytes « vrais », à cytoplasme rare – « pituicytes parenchymateux », à cytoplasme abondant, présentant des signes de sécrétion vacuolaire. Le lobe nerveux resterait donc bien caractérisé par une activité sécrétoire propre, à laquelle s'ajouterait la neurocrinie des cellules intermédiaires.

GABE (1960) donne les réactions histochimiques du neurosécrétat chez la Roussette : Gomori-positif, AF-positif, PAS-négatif et positif aux méthodes révélant les protides sulfhydrilés. De nombreux auteurs ont insisté sur le fait que le neurosécrétat se trouve au contact des cellules endocrines et non pas autour des capillaires (STUTINSKY, 1957, 1958; BARGMANN et KNOOP, 1960; LERAY et STAHL, 1961; Mme LENYS, 1962). Quel est le rôle des hormones posthypophysaires chez ces Poissons ? PERKS,

Dodd et Dodd (1960), travaillant sur *Squalus*, *Scyllium* et *Raja*, ont réussi à isoler un principe posthypophysaire doué d'une forte activité ocytocique, mais dont l'activité antidiurétique est minime. L'activité vasopressive n'a pu être enregistrée. Sawyer, Munsick et Van Dyke (1961) relèvent que ses caractères pharmacologiques, chez *Squalus*, ne correspondent à aucune des hormones connues.

C'est pourtant chez *Squalus acanthias* que Meurling (1962) vient de découvrir *un lobe nerveux bien individualisé*, nettement délimité du *lobe intermédiaire*, dans lequel pénètrent peu de fibres neurosecrétoires. Ce caractère serait primitif.

B - VASCULARISATION

Waring (loc. cit.) a établi l'indépendance de la circulation dans le lobe ventral de la Roussette. Cette exception flagrante à la règle qui veut que le lobe distal des Vertébrés soit en rapport avec l'hypothalamus par l'intermédiaire de vaisseaux portes a été confirmée par nous-même (1960) et par Hasegawa (1960).

Green (1951) n'indique pas clairement par où le sang entre dans le système hypophysaire et par où il en sort, mais il parle d'un *plexus situé entre l'adéno- et la neurohypophyse* qui serait susceptible d'assurer des relations humorales sans que de véritables vaisseaux portes existent.

Mme Legait (1957) décrit un système porte hypophysaire primitif : « Chez les Sélaciens, nous avons étudié plusieurs exemplaires de Scyllium et de Raja, en coupes sériées frontales, sagittales et horizontales. L'éminence médiane est peu développée et ne diffère du reste de la tige que par la présence de deux lames latérales de capillaires qui y pénètrent en encadrant, de part et d'autre, le tractus hypothalamo-hypophysaire dont les fibres sont disposées, en coupe transversale, en forme de fer-à-cheval. Ces capillaires sont en continuité avec ceux du lobe antérieur de l'hypophyse. »

Hasegawa (1960), chez *Dasyatis*, nie l'existence d'un système porte, se rangeant à l'avis de Green en déclarant que ce système n'a dû apparaître que chez des Vertébrés plus évolués.

Bugnon et Lenys (1960) écrivent : « Chez la Roussette, la vascularisation de la pro-ADH (1) et de la méso-ADH semble pour une part tributaire de vaisseaux de la base du cerveau en rapport avec deux réseaux capillaires situés de chaque côté de la base de l'hypothalamus, en avant, et dont certaines branches pénètrent le tissu nerveux pour atteindre le tractus neurosécrétoire préoptico-hypophysaire. Cette disposition évoque un système porte sur les coupes sagittales paramédianes. »

En 1960, nous avons publié les résultats d'une étude anatomique détaillée de ce système chez la même espèce, concluant à la présence, non pas d'un rudiment de système porte hypophysaire, mais d'un système

(1) ADH = adénohypophyse.

parfaitement différencié et original. En 1962, avec Follenius et Porte, nous avons démontré, à l'aide du microscope électronique, que des *terminaisons neurosécrétoires* d'origine préoptique étaient appliquées sur la basale nerveuse en face des glomérules capillaires signalés par Mme Legait. Toutes les structures suggérant un contrôle neuro-humoral de la glande par le système neurosécrétoire préoptico-hypophysaire étaient dès lors mises en évidence chez un Poisson, en opposition avec l'opinion généralement admise. Bugnon et Mme Lenys (1961), Mme Lenys (1962) ont confirmé nos données. Meurling (1960) affirme également la présence d'un système porte hypophysaire chez les Elasmobranches, en se fondant sur l'étude anatomique de roussettes, de squales et de raies. Mais il insiste sur le fait que les vaisseaux portes aboutissant dans le lobe neuro-intermédiaire prédominent largement sur ceux destinés au lobe antérieur, surtout chez la Raie.

Un fait très important semble pourtant avoir échappé à tous ces auteurs, alors qu'il nous avait frappé dès le début de nos recherches. C'est qu'il est possible de distinguer plusieurs régions dans cette hypophyse, du point de vue des relations neuro-vasculo-glandulaires. Ceci est particulièrement intéressant, puisque les spécialistes des Mammifères en viennent à envisager précisément, depuis peu, la régionalité de la distribution des veines portes dans le lobe antérieur (cf. Landsmeer, 1960). Aussi convient-il d'insister particulièrement sur ce point, les Elasmobranches pouvant offrir de grands avantages pour l'étude expérimentale d'une question qui, faute d'un matériel favorable, risque d'en rester encore longtemps au stade de la controverse.

5) CYTOLOGIE HYPOPHYSAIRE

L'étude des types de cellules de l'hypophyse, chez les Elasmobranches, doit tenir compte de l'existence de cavités particulièrement vastes dans le lobe antérieur et le lobe ventral. Ce fait n'avait pas échappé aux auteurs les plus anciens. Ses conséquences physiologiques restent encore pratiquement inconnues. Dès les premiers travaux, on se plaisait à reconnaître qu'il s'agissait d'une « glande vasculaire » dont les cellules chromophiles étaient orientées vers des capillaires particulièrement développés. On insistait particulièrement sur le fait que la « partie chromophobe » (intermédiaire) était très richement vascularisée, contrairement à ce qui était connu chez les autres Vertébrés. La description cytologique que nous présenterons est originale, tant sur le plan de la microscopie optique (Mellinger, 1960 c) que sur celui de la microscopie électronique (Mellinger, 1962 b).

A - LOBE NEURO-INTERMÉDIAIRE

D'après Sterzi (1904, 1909), le lobe dorsal renferme d'énormes capillaires sinusoïdes, mais non des cavités, sauf chez de jeunes exemplaires. Les cellules insèrent sur ces vaisseaux des pôles sécréteurs remplis

de petits granules peu colorables, d'où le nom de *lobe chromophobe*. Suivant les techniques employées et les espèces étudiées, ces cellules ont été considérées comme des acidophiles (Tilney, 1911; Stendell, 1914; Baumgartner, 1915; Carere Comes, 1935; Ranzi, 1936; Howes, 1936), comme des « basophiles » (de Beer, 1926) ou comme étant des deux sortes suivant leur emplacement dans le lobe (Pokorny, 1926; Norris, 1941). Ces cellules ont un cytoplasme peu colorable, sur lequel on peut fixer des colorants variés. Les récentes observations de Della Corte (1961 a et b), de Della Corte et Chieffi (1961 a et b) le confirment. Ces auteurs notent que les cellules intermédiaires semblent passer par diverses étapes d'un cycle sécrétoire au cours duquel elles restent constamment acidophiles, mais fixent d'autres colorants à certains stades bien définis. Les granules ne seraient pas PAS-positifs, ce que Dodd et coll. (1960) semblent admettre aussi. Mais des globules fortement PAS-positifs, riches en groupes -SH, peuvent apparaître; la cellule devient très grande et possède alors une affinité forte pour le bleu d'aniline. Chez la Torpille, cette cyanophilie est constante. Nous avons décrit les cellules intermédiaires de *Scyllium canicula* comme acidophiles et faiblement PAS-positives, contrairement à ce que Della Corte, Chieffi et Dodd ont affirmé.

La formation de globules dans certaines cellules intermédiaires, surtout fréquente chez des individus adultes en pleine activité physiologique, semble correspondre à une évolution pycnotique envisagée par Stendell (1914) comme une « fonte holocrine », aboutissant à un processus de neurocrinie. Différents auteurs ont rapporté des variations de colorabilité en relation avec la gestation.

B - LOBE VENTRAL.

Les cellules endocrines du lobe ventral sont situées à proximité des capillaires et contiennent des granules fixant l'hématoxyline (Sterzi, 1909; Pokorny, 1926). Fahrenholz (1928) et Carere Comes (1935) n'observent pourtant que des cellules chromophobes, sécrétant la colloïde cavitaire. Speciale (1947) considère le lobe ventral de *Pristiurus* comme formé par un syncytium chromophobe, zone d'accroissement à partir de laquelle se différencieraient progressivement les éléments glandulaires de cette hypophyse. Howes (1936), chez la Raie, discerne dans le tissu chromophobe du lobe des petites cellules « basophiles » formant des capsules autour de grandes cellules acidophiles. La signification de cette image n'est pas claire.

En 1960, nous avons défini un type de cellule endocrine caractéristique du lobe ventral; au stade le plus différencié, on y distingue une zone cytoplasmique PAS-positive située contre le noyau, hypertrophié. Della Corte (1961 a) l'a décrite en détail sous le nom de *cellule basophile du lobe ventral*. Ses granulations réagissent positivement au bleu d'aniline et sont fortement AF-positives. Chez l'espèce étudiée *(Scyllium stellaris)*, leur développement serait maximum au cours de la ponte, alors que la colloïde cavitaire subit une résorption.

C - LOBE ANTÉRIEUR.

Sterzi (1904, 1909) voyait dans le lobe rostral la partie chromophile correspondant au lobe distal des Mammifères. Les cellules chromophiles se situent toujours du côté des capillaires, ce qui conduit à supposer que leur produit de sécrétion se trouve déversé en fin de compte dans la circulation générale. Les cellules entourant les cavités restent chromophobes. Elles seraient indifférenciées, et tous les éléments présents dans l'épithélium glandulaire du lobe appartiennent, d'après Sterzi, à une même catégorie. Elles représentent un aspect que peut prendre toute cellule au cours de son cycle sécrétoire.

Stendell (1913, 1914), Carere Comes (1935), Ranzi (1936, 1937) et Castigli (1938) adoptent ce point de vue. Ils considèrent les cellules péricapillaires comme des acidophiles. Surtout apparentes chez le jeune poisson, elles pourraient produire l'hormone de croissance. L'appareil de Golgi apical de ces éléments contient de l'acide ascorbique, dont l'abondance fluctue parallèlement à certaines activités physiologiques : croissance, reproduction. Les cellules péricavitaires sécrètent la colloïde; elles sont chromophobes ou « basophiles ».

Howes (1936) distingue chez la Raie trois zones successives. La zone antérieure et la zone postérieure contiennent des acidophiles de formes différentes. Il y aurait des cyanophiles véritables. Speciale (1947) soutient que le lobe antérieur de *Pristiurus melanostomus* présente les mêmes types cellulaires que le lobe distal des Mammifères et qu'il diffère totalement de celui des autres Sélaciens. Mais il est probable que Speciale n'a pas vu d'autres types cellulaires que ceux déjà observés auparavant.

Les techniques histochimiques permettant de distinguer les catégories de cellules hormonogènes ont été appliquées aux Elasmobranches par Gabe (1958), par Dodd et coll. (1960), par nous-même (1960 c) et par Della Corte (1961 a et b) pour ce qui concerne les Roussettes, enfin par Della Corte et Chieffi (1961 a et b) chez la Torpille. Gabe écrit : « La seule catégorie cellulaire donnant, chez la Roussette, une réaction à l'APS [1], prend, lorsqu'on pratique la coloration de fond à l'orange G - Acide phosphomolybdique, une teinte rouge brique; les réactions des protides sulfhydrilés y sont fortement positives ». Dodd affirme que le lobe rostral contient les seules cellules PAS-positives et AF-positives de toute l'hypophyse. Nous les avons décrites comme les cellules caractéristiques de la tête du lobe (1960 c) et leur avons donné le nom de *cellules T* (1962 c). Della Corte pense qu'il s'agit de *cellules* β, opinion que nous discuterons. Il appelle *cellules* δ *typiques* les chromophobes bordant les cavités, considérant comme des *cellules* δ *à colloïde* celles qui contiennent une masse de sécrétat cyanophile, PAS-positif, mais AF-négatif à la différence de la colloïde cavitaire. Les cellules δ à colloïde abondent au moment de la ponte, mélangées avec des *cellules* δ *à granules* et des formes intermédiaires.

---

[1] APS = acide périodique - Schiff; PAS = periodic acid - Schiff.

Della Corte note que ces cellules δ se trouvent dans la région postérieure du lobe, répartition semblable à celle d'un autre type cellulaire, les *cellules α* ou acidophiles ordinaires (PAS- et AF-négatives), riches en groupes -SH. Pour nous, il y a dans la queue du lobe antérieur, une cellule caractéristique, la *cellule Q,* liée à l'irrigation porte (Mellinger, 1960c, 1962b). Nous montrerons qu'elle correspond aux cellules α et δ de Della Corte.

Della Corte et Chieffi ont étendu la description de ces cellules à la Torpille *(Torpedo marmorata).* Les cellules α sont acidophiles, PAS- et AF-négatives. Les cellules β, PAS-positives, légèrement AF-positives, prennent la crésofuchsine comme le bleu de méthyle. Les cellules δ sont cyanophiles, PAS-positives et AF-négatives. Les femelles « prégravides » montrent surtout des δ, peu de β, des α rares. Les femelles gestantes, des β et des δ en nombre égal. Les femelles « inter-gravides » se distinguent par le grand nombre des cellules α dans la partie postérieure du lobe antérieur. Les auteurs mettent ces faits en parallèle avec le développement de « corps jaunes » (Chieffi, 1961), sans avancer la participation, à ce processus, d'une catégorie cellulaire déterminée.

6) SAC VASCULAIRE

Cet organe énigmatique, caractéristique des Poissons, a déjà fait l'objet de travaux nombreux et d'une mise au point (Dorn, 1955). Ses relations avec l'hypophyse ont été étudiées par Von Kupffer (1894), Lundborg (1894), Grönberg (1901), Edinger (1895), Haller Von Hallerstein (1934), Van De Kamer et Schuurmans (1953). Sa structure plissée, sa riche vascularisation, et les renflements cytoplasmiques apicaux des cellules tournées vers l'infundibulum ne pouvaient manquer de le faire considérer tout d'abord comme une glande *(Infundibulardrüse)* par Stieda (1868), Ussow (1882) et Rabl-Rückhardt (1883). Pour Gentès (1906, 1907 a, b et c), c'est une *formation choroïdienne ventrale.* Sous l'épithélium du sac, Sterzi (1909) observe des fibres nerveuses, jugées sécrétomotrices. Il hésite sur le point de savoir si les cellules du sac sont hydrencéphalocrines ou hémocrines.

La découverte de la nature sensorielle du sac vasculaire est due à Johnston (1901) et à Boeke (1901, 1902, 1908, 1913), chez les Téléostéens, découverte transposée aux Elasmobranches par Ariëns Kappers (1906). L'organe contient en effet des *cellules neurosensorielles* comparables aux cellules olfactives, mais d'une forme bien spéciale : les *cellules de Boeke,* munies d'une couronne apicale de cils terminés en massue *(Krönchen,* d'où *Krönchenzellen).* Leurs axones se rassemblent en tractus amyéliniques passant dans un « ganglion du sac », perdus ensuite dans le diencéphale. Dammerman (1910), puis Dammerman et Boeke (1910) ont imposé l'idée que le rôle du sac vasculaire consiste dans la perception de la profondeur de l'eau. Il semblait en effet que

cet organe était d'autant mieux développé que le poisson vivait plus profondément. En réalité, la taille du sac n'a rien d'extraordinaire chez les espèces abyssales (Gierse, 1904; Trojan, 1906; Hoefke, 1955).

L'histologie du sac est connue grâce à des études nombreuses : Necrasov et Serban (1951), Necrasov, Adascalitei et Oniceanu (1956), Necrasov et Caraman-Adascalitei (1958), Sato et Kurotaki (1958), Katagishi (1961), etc. Personne n'a retrouvé les fibres musculaires lisses décrites par Krause (1923). La thèse de la fonction sécrétoire du sac a reçu des appuis nombreux ces derniers temps. La cellule de Boeke montre des signes d'activité sécrétoire vacuolaire (Broussy, 1933), des inclusions cytoplasmiques (Bargmann, 1954). Sa région apicale semble être à l'origine d'un produit colloïde cavitaire : Bargmann (loc. cit.), Dorn (1954), Van De Kamer (1958), Stahl et Seite (1960 a, b), Van De Kamer, Boddingius et Boender (1960), Zwillenberg (1961), Jansen et Van De Kamer (1961). Les structures visibles au microscope électronique évoquent celles des récepteurs visuels (Porter, 1957; Kurotaki, 1961), mais présentent des variations qui peuvent correspondre à un cycle sécrétoire (Bargmann et Knoop, 1955, 1961).

Schimkevici (1922) pensait que le sac vasculaire était en relation avec l'hypophyse et servait de réservoir à l'hormone mélanophorodilatatrice. Chez certains Téléostéens, Green (1951) a observé des relations vasculaires. Scharrer (1954) et Bargmann (1955) suggèrent un contrôle par le système neurosécrétoire préoptique. Van De Kamer (1955) parle d'une communication avec le récessus postérieur de l'hypothalamus. Nous avons publié des observations opposées à ces idées (Mellinger, 1960 a, d).

Chez les Téléostéens, la vascularisation de l'organe est due à deux sortes de capillaires : capillaires ordinaires, fins, et capillaires sinusoïdes (« sinus »). Ohara (1958) les faisait communiquer entre eux; or, il est impossible d'injecter les sinus (Scharrer, 1948; Mellinger, 1960 d). Isolés de la circulation générale, ces espaces vasculaires bourrés d'érythrocytes pourraient donc avoir un rôle spécial, en rapport avec la fonction spécifique du sac. Nous avons émis l'hypothèse qu'ils ont un *rôle de soutien,* comme le tissu caverneux des branchies des Elasmobranches (Acrivo, 1935), et servent à augmenter la surface de l'épithélium sensoriel.

Seule l'expérimentation pourrait encore apporter quelque lumière sur ce problème. Pickford et Atz (1957) citent quelques tentatives d'injections d'extraits frais. Jitariu et Serban (1956) ont obtenu un effet de mélanodispersion. Des ablations n'ont eu aucun effet observable (Dorn, 1955).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos recherches portent essentiellement sur la petite Roussette, *Scyliorhinus caniculus* (L.), synonyme de *Scylliorhinus caniculus* Blainville, et de *Scyllium canicula* Cuvier, d'après l'Inventaire de la Faune de Roscoff. Cette espèce très courante appartient à la famille des Scyliorhinidés, ordre des Galéiformes.

Les premiers exemplaires étudiés (série A et N° 1 à 67) ont été récoltés à Banyuls-sur-mer (Pyrénées-Orientales), au mois de septembre 1958, lors d'un séjour au Laboratoire Arago. Nous avons ensuite bénéficié de la naissance de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux (Pas-de-Calais), moins éloigné de Strasbourg, où ces recherches ont pu être poursuivies (roussettes à partir du N° 68). Les raies adultes ont été fournies par la Station Biologique de Roscoff, les torpilles par la Station Biologique d'Arcachon.

A Banyuls, les roussettes provenaient de chalutages opérés dans le golfe du Lion. A Wimereux, elles ont été pêchées aux cordes sur la Bassure de Baas, haut-fond parallèle à la côte dans la rade d'Ambleteuse. Tous ces poissons étaient rapportés au laboratoire et entretenus dans des bacs en eau courante, avant d'être utilisés.

Le matériel sur lequel nous basons cette étude comprend 228 roussettes pour les coupes à la paraffine, 39 roussettes pour les injections vasculaires et 18 exemplaires ayant servi à faire des inclusions pour la microscopie électronique. La liste ci-jointe renseigne sur chacune d'elles. Elle comporte de nombreux individus faisant partie de séries expérimentales dont le dépouillement se poursuit et dont certains résultats seront évoqués. Ces roussettes ont servi, au moment de l'opération, à des observations *in vivo* de la circulation hypothalamique et, à leur nombre, il faudrait ajouter celui des opérés décédés, assez nombreux.

Désirant effectuer certaines comparaisons et généraliser quelque peu nos résultats, nous avons examiné quelques raies, torpilles, chiens-de-mer. Leur étude n'a pas été poussée très loin, d'une part en raison de la mauvaise qualité de certaines fixations *(Galeus)*, d'autre part à défaut d'injections vasculaires. Cependant, la comparaison s'est révélée le plus souvent très fructueuse. Les autres espèces de Sélaciens étudiés sont : (1) la Grande Roussette, *Scyliorhinus stellaris* (L.), ou *Scyllium catulus* Cuv.; (2) le Milandre, *Galeorhinus galeus* (L.) ou *Galeus canis* Bonaparte; (3) l'Aiguillat, *Squalus acanthias* L.; (4) la Raie bouclée, *Raja clavata* L.; (5) la Torpille, *Torpedo marmorata* Risso.

Histologie

Le poisson est anesthésié au MS 222 Sandoz. On dissèque très rapidement la région intéressante en pratiquant deux sections transversales au scalpel dans le crâne, l'une en avant, l'autre en arrière de l'œil. On isole la boîte cranienne contenant le cerveau, en découpant les parties adjacentes aux ciseaux, puis on l'ouvre en sectionnant les parois latérales du crâne pour enlever toute la partie supérieure. On élimine par deux coups de ciseaux fins les régions de l'encéphale situées en arrière de la ligne oblique allant de la commissure blanche postérieure au ganglion interpédonculaire, et le télencéphale. Tenant alors le diencéphale posé sur le reliquat de plancher cranien, on coupe soigneusement les nerfs optiques, les nerfs oculomoteurs communs, les artères cérébrales et, en rabattant doucement le diencéphale vers l'arrière, on coupe successivement le pédoncule interhypophysaire près du lobe ventral et le ligament hypophysaire au ras du bourrelet transversal contenant la veine hypophysaire. Il suffit alors de faire tomber le diencéphale ainsi libéré de ses attaches dans le mélange fixateur et d'agiter doucement celui-ci pour que l'organe reprenne sa forme normale avant de durcir. L'ensemble de ces opérations peut être achevé en moins de 30 secondes. Il faut ensuite se hâter de placer également dans le fixateur le lobe ventral débarrassé de la plus grande partie du cartilage qui l'entoure; pour faciliter la pénétration du fixateur, on peut aussi découper la selle pituitaire en deux. Bien entendu, on peut fixer *in situ,* mais l'accès du fixateur sous l'hypophyse est entravé et on observe alors fréquemment des altérations des tissus.

Le fixateur de routine employé est le mélange de Bouin-Hollande avec addition d'acide trichloracétique (Langeron, 1934). Le mélange de Helly donne de très bons résultats, à condition de ne pas prolonger la fixation.

Dans le travail de routine, il n'est pas possible de pratiquer des coupes dans le cartilage et dans le tissu fibreux calcifié entourant le lobe ventral, chez l'adulte. On procède à la dissection de ce lobe avant l'inclusion dans la paraffine, alors que la pièce est dans l'alcool. Cette dissection est très difficile et longue, en raison de la solidité des tissus intrasellaires et de la fragilité de la glande. Avec un peu d'expérience, on parvient cependant à débarrasser entièrement le lobe de son enveloppe et à le séparer des artères cérébrales sur lesquelles il se moule étroitement. C'est à ce prix que l'on obtient de bonnes coupes. Parfois, nous nous sommes contenté d'enlever le cartilage, afin de pouvoir étudier les artérioles du lobe et ses rapports avec l'extrémité du pédoncule interhypophysaire.

Les pièces ont été incluses dans la paraffine et débitées en coupes sériées, épaisses le plus souvent de 6 microns. En raison de la faible chromophilie de certaines régions, il peut être profitable de faire des coupes de 10 microns, ainsi que pour étudier la neurosécrétion.

Comme techniques de coloration courantes, nous avons pratiqué la

méthode à l'hématoxyline chromique-phloxine de Gomori-Bargmann, la méthode à la fuchsine-paraldéhyde (préparée suivant le procédé de Gabe - précédée généralement par une oxydation au permanganate sulfurique de Gomori, et suivie d'une contre-coloration à l'orange G), la méthode au bleu alcian (acétique, pH 3, le plus souvent) après oxydation permanganique, et contre-coloration à l'érythrosine. Cette dernière a été finalement préférée aux autres et a servi de coloration de routine. Elle suffit pour mettre en évidence tout ce que nous connaissons dans cette hypophyse.

La méthode trichromique de Masson (avec le mélange : fuchsine acide + ponceau de xylidine, et le bleu d'aniline) nous a été utile; mais le trichrome de Cleveland-Wolfe ne présente pas ici beaucoup d'intérêt. Pour essayer de retrouver tous les types cellulaires signalés chez les autres Vertébrés, il nous fallait enfin appliquer à cette hypophyse la méthode de Mc Manus (PAS) pour déceler les glucides et glycoprotéines; le réactif de Schiff a été préparé de préférence suivant De Tomasi. La méthode de Klüver et Barrera, au bleu de méthasol, nous a permis de colorer des substances que nous supposons être des phospholipides. La méthode de Kurnick (cf. Pearse, 1960) au vert de méthyle-pyronine, révèle les nucléoprotéines, surtout après la fixation au Carnoy.

Parmi les méthodes que nous n'avons employées que pour des essais, mentionnons l'imprégnation argentique de Bielschowsky sur blocs (Langeron, 1934); l'imprégnation de Da Fano pour l'appareil de Golgi; la coloration des mitochondries et des structures acidophiles par la fuchsine d'Altmann, suivant un procédé inspiré de la méthode de Bensley-Cowdry (mais en différenciant par l'orange G alcoolique avant de contre-colorer au vert de méthyle); la méthode de Mallory; la coloration au bleu de toluidine.

Microscopie électronique

Accédant à l'hypothalamus par une dissection très rapide suivant la technique exposée ci-dessus, nous avons prélevé certaines parties de l'hypophyse, de l'éminence médiane, ou bien le sac vasculaire, ou encore le noyau préoptique. Le fragment isolé aux ciseaux de Barraquer a été placé dans une goutte, renouvelée, d'acide osmique à 1% tamponné suivant Palade, glacé, dans laquelle on l'a haché en de menus morceaux, mis à fixer ensuite dans le Palade à la glacière pendant 1-2 heures. Ce procédé classique a dû être modifié dans deux cas particuliers. Le lobe ventral, d'abord, ne peut être disséqué sur le frais assez rapidement; on a simplement débité en tranches fines le cartilage avec le lobe qu'il supporte. Ensuite, il était indispensable de ménager des blocs de tissus parfaitement repérés dans leur provenance et leur orientation, spécialement pour l'étude du tissu axial du lobe antérieur. On a alors découpé une portion de l'organe bien repérée, non hachée, explorée ultérieurement en progressant par coupes semi-

fines jusqu'à l'apparition des structures intéressantes (par ex. : une cellule géante), dans lesquelles on faisait alors des coupes fines.

La déshydratation et l'inclusion ont été faites suivant la méthode habituelle, dans le méthacrylate prépolymérisé, après dégazage sous cloche à vide. Les coupes, obtenues à l'aide d'un ultramicrotome Porter-Blum de Servall, étaient soit examinées au microscope à contraste de phase et colorées dans certains cas (coupes semi-fines), soit (coupes fines) recueillies sur des treillis de cuivre munis d'une membrane de collodion et destinées à l'étude au microscope électronique.

Nous avons disposé d'un microscope Philips *EM 100* et d'un microscope Siemens *Elmiskop I* (tension : 60 kW). Grossissements directs : 3 000 à 20 000 x.

L'étude des types cellulaires hypophysaires et de certains détails histologiques a souvent été faite sur des panneaux de photographies assemblées de manière à reconstituer de vastes régions de la coupe. Nous avons procédé à des mesures du diamètre des différents granules de sécrétat sur des agrandissements photographiques. Afin de réduire la dispersion des mesures, nous n'avons pris en considération que les sections de grains présentant une membrane nette, donc à peu près médianes, ou bien nous avons utilisé des coupes un peu épaisses.

Injections vasculaires

Nous n'avons pas adopté les techniques généralement recommandées par les auteurs, mais nous avons simplifié au maximum la méthode de l'injection des vaisseaux par l'encre de Chine. Celle-ci était aspirée directement de l'encrier dans la seringue hypodermique (adultes) ou dans la fine pipette de verre utilisée (embryons), sans dilution. L'une des carotides internes, avant le point de pénétration dans le crâne, peut constituer une bonne voie d'injection. On peut aussi injecter l'encre dans le ventricule cardiaque, seule possibilité chez l'embryon.

Notre procédé consiste à mélanger l'encre au sang circulant aussi longtemps que possible, donc en évitant de forcer et d'interrompre les battements cardiaques, jusqu'à ce que toute la région antérieure de l'animal soit colorée. En procédant avec souplesse, on obtient l'injection totale de la région à étudier, sans bulles ni extravasats. Une perfusion préalable est donc inutile. On ligature ensuite le cœur, éventuellement. On ouvre la cavité cranienne dorsalement et on plonge l'avant de la roussette dans un récipient contenant le fixateur (alcool-formol-acide acétique). Au bout d'un moment, le cerveau est assez durci pour qu'on puisse le disséquer sans que l'encre ne s'échappe. Suivant les besoins de l'étude, on le conservera en alcool ou bien on l'éclaircira dans le mélange de Spalteholz. Il n'est pas nécessaire de faire des coupes pour étudier le système vasculaire hypophysaire de ce poisson, la densité capillaire étant faible. Nous avons fait surtout appel à la dissection.

Observations in vivo

Tout en poursuivant un but expérimental, il était facile, une fois la glande exposée pour l'intervention chirurgicale, de faire quelques observations sur la circulation sanguine et sur le tissu glandulaire, avant d'opérer. C'est ce que nous avons fait dans de nombreux cas. Les renseignements obtenus sur la forme générale de la circulation dans le lobe antérieur, l'éminence médiane etc... sont meilleurs que dans les injections. On distingue parfaitement les artérioles et les capillaires artériels les plus fins, sous la loupe binoculaire, à la vitesse du courant sanguin qui les parcourt, tandis qu'il est difficile de les distinguer des autres vaisseaux dans les injections. On peut aussi apprécier l'importance relative des différents courants sanguins traversant la glande. Leurs vitesses peuvent être évaluées. Enfin, l'aspect du tissu glandulaire n'est pas moins intéressant. A la blancheur des différentes régions hypophysaires sous le faisceau lumineux, on mesure la teneur en inclusions denses, telles que les granules.

Nous n'exposerons pas ici en détail le procédé chirurgical adopté pour l'hypophyse de Roussette : il n'a rien de particulier. L'accès à toute la face ventrale de l'hypothalamus est des plus faciles. Le lobe ventral est étroitement associé au nœud vasculaire carotidien, ce qui rend son observation et plus encore son ablation difficiles. Nous nous sommes contenté de fraiser une surface plane dans le cartilage qui, recouvert de liquide, était suffisamment transparent pour permettre de voir les vaisseaux les plus importants et le sens de la circulation. Ce lobe recouvre malheureusement, quand on l'aborde par la voûte buccale, l'extrémité postérieure du lobe antérieur et la plus grande partie du lobe neuro-intermédiaire. Pour étudier ces dernières régions de l'hypophyse, il faut disposer l'animal obliquement et déplacer les organes légèrement : on parvient à les observer, mais moins commodément. Pour voir les glomérules de l'éminence médiane et les vaisseaux portes qui en partent, on écarte doucement le lobe antérieur. De même on peut arriver à étudier le sac vasculaire, sans trop perturber la circulation.

TABLEAU III

SÉRIES HISTOLOGIQUES ÉTUDIÉES

A. Roussettes de Banyuls

Jeunes et adultes

N°	4	femelle	de 34 cm	imprégnation argentique de Bielschowsky sur blocs
	7	»	» 44 cm	imprégnation argentique de Da Fano (app. de Golgi)
	8	»	» 42 cm	»
	9	»	» 21 cm	»
	10	mâle	» 37 cm	»

11	femelle	» 39 cm	fix. Bouin - Hollande-coloration de Gomori-Bargmann	
14	»	» 38 cm		»
15	»	» 30 cm		»
16	»	» 33 cm		»
17	mâle	» 37 cm		»
18	»	» 37 cm		»
19	»	» 31 cm		»
20	»	» 41 cm		»
21	»	» 32 cm		»
22	»	» 27,5 cm		»
23	femelle	» 40 cm	fix. Carnoy 361	
26	»	» 32 cm	»	
28	»	» 36 cm	fix. Müller-Orth	
29	»	» 29 cm	»	
32	mâle	» 51 cm	fix. Helly-Parat 48 H	
33	femelle	» 37 cm	» 3 J	
38	mâle	» 47 cm	fix. Helly	
39	»	» 43 cm	»	
40	»	» 42 cm	»	
41	»	» 47 cm	»	
42	femelle	» 39 cm	»	
43	»	» 41 cm	»	
44	»	» 42 cm	»	
45	»	» 43 cm	»	
64	mâle	» 14 cm	fix. formol-alcool	
65	»	» 18 cm	»	
66	»	» 18 cm	»	
67	femelle	» 19 cm	»	

Embryons

N° 53	longueur	24 mm	fix. Helly
54	»	25 mm	fix. Carnoy 361
55	»	25 mm	fix. Helly
56	»	22 mm	fix. Carnoy 361
57	»	60 mm	fix. Bouin
58	»	50 mm	»
59	»	70 mm	»
60	»	65 mm	»
61	»	85 mm	»
62	»	75 mm	»
63	»	10 cm	»

B. Roussettes de Wimereux

Jeunes et adultes, récoltés en mars 1960

N° 67'	femelle	à hymen	fix. Bouin-Hollande trichloracétique, comme l. suivants					
68	»	66 cm	1140 g,	ovaire	75 g,	œufs utérins		
69	»	59 cm	770 g,	»	3,5 g,	impubère		
70	»	59 cm	790 g,	»	45 g,	coques en formation		
71	»	55 cm	580 g,	»	8,5 g,	immature		
72	»	58 cm	634 g,	»	4,5 g,	immature		
76	»	58 cm	680 g,	»	20 g,	gl. nidamentaires	10 g	
80	»	59 cm	755 g,	»	42 g,	»	12 g	
81	»	54 cm	542 g,	»	5 g,	»	3 g	
84	»	60 cm	822 g,	»	32 g,	»	12 g	

89 » 62 cm 765 g, » 69 g, » 14 g
91 » 56 cm 695 g, » 52 g, » 14 g
92 » 61 cm 870 g, » 45 g, » 17 g
102 » 60 cm pondeuse débutante, foie clair
103 » 59 cm mûre
104 » 64 cm très grosse, nombreux « corps jaunes »

Jeunes et adultes, récoltés en octobre 1960

N° 105 femelle 53 cm 510 g, ovaire 4 g, gl. nidamentaires 3 g
106 » 63 cm 875 g, » 3,5 g, » 1,6 g, goître et LV anormal
107 » 60 cm 635 g, » 5 g, » 4 g, foie 30 g (cachexie?)
108 » 61 cm 755 g, » 25 g, » 14 g
118 » 56 cm 574 g, » 3,3 g, hymen, immature
119 » 59 cm 740 g, » 27 g, gl. nidamentaires 7,5 g
120 » 58 cm 715 g, » 33 g, gl. nidament. 10 g. atrésie en cours

Jeunes et adultes, récoltés en mars 1961

N° 130 femelle 51 cm 500 g, ovaire 4 g. thyroïde 120 mg, immature
131 » 63 cm 995 g, » 28 g, » 240 mg, filaments
132 » 59 cm 760 g, » 40 g, » 70 mg, coques en format.
133 » 61 cm 777 g, » 11 g, » 110 mg, hymen
139 » 54 cm 537 g, » 2 g, hymen
140 » 57,5 cm 655 g, » 5 g, »
141 » 57 cm 680 g, » 20 g, pré-mature avec filaments
142 » 59,5 cm 720 g, » 45 g, coques en formation
(N^os 130 - 133, fix. Helly; N^os 139 - 142, fix. Carnoy 361)

Mâles élevés au laboratoire (octobre 1960 - mars 1961)

N° 152 témoin 59 cm 660 g, testicule 25 g, thyroïde 10 mg
153 opéré 60 cm 777 g, » 29 g, lésion de l'éminence médiane
155 » 60 cm 682 g, » 20 g, ablation LNI + LA
157 » 60 cm 665 g, » 23 g, ablation LA sauf extrémité post.
158 » 61 cm 740 g, » 25 g, lésion hypothalamique étendue
159 » 58 cm 752 g, » 32 g, section du faisceau hypoth.-hypoph.
160 » 61 cm 876 g, » 27 g, »

Femelles témoins élevées (octobre 1960 - mars 1961)

N° 161 58 cm 777 g, ovaire 35 g, thyroïde 90 mg, gl. nid. 10 g - pond
162 64 cm 1 kg, » 50 g, » 67 mg, » 17 g
163 62 cm 932 g, » 27 g, » 174 mg, » 12 g
164 58 cm 809 g, » 45 g, » 57 mg, » 17 g - pond
165 61 cm 845 g, » 24 g, » 50 mg, » 14 g
166 61 cm 832 g, » 27 g, » 102 mg, » 12 g
169 58 cm 751 g, » 37 g, » 80 mg, » 13 g - pond
170 59 cm 854 g, » 55 g, » 135 mg, » 22 g - pond
171 61 cm 878 g, » 45 g, » 175 mg, » 16 g - pond
172 62 cm 908 g, » 47 g, » 55 mg, » 20 g

Femelles opérées, élevées d'octobre 1960 à mars 1961

N° 173 44 cm 275 g, ovaire 1 g, thyroïde 10 mg, ablation LNI + LA
174 58 cm 630 g, » 7 g, » 65 mg, lésion de l'éminence méd.
176 58 cm 722 g, » 15 g, » 158 mg, sections entre LI et SV

177	56 cm	655 g,	»	40 g,	»	77 mg,	large section du faisceau H-H
180	63 cm	937 g,	»	47 g,	»	195 mg,	ablation LA+LNI (reste)
181	57 cm	677 g,	»	30 g,	»	107 mg,	ablation (reste) - pond
183	60 cm	805 g,	»	33 g,	»	48 mg,	lésion de l'éminence méd.
185	62 cm	863 g,	»	42 g,	»	7 mg,	sect. du faisc. H-H, pond
186	60 cm	730 g,	»	34 g,	»	60 mg,	lésion du faisceau H-H
187	63 cm	830 g,	»	48 g,	»	130 mg,	sect. du faisc. H-H, pond
188	60 cm	730 g,	»	13 g,	»	235 mg,	section du faisceau H-H
189	59 cm	835 g,	»	30 g,	»	65 mg,	lésion du faisceau
192	62 cm	918 g,	»	48 g,	»	57 mg,	lésion d. l'éminence, pond
193	59 cm	674 g,	»	18 g,	»	41 mg,	section du FHH
194	53 cm	437 g,	»	7 g,	»	43 mg,	section du FHH
195	58 cm	739 g,	»	29 g,	»	69 mg,	lésion de l'éminence
196	62 cm	737 g,	»	12 g,	»	60 mg,	lésion de l'émin. - vrilles
197	56 cm	655 g,	»	24 g,	»	157 mg,	interrupt. de vaiss. portes
198	62 cm	854 g,	»	29 g,	»	127 mg,	lésion de l'éminence
200	60 cm	677 g,	»	19 g,	»	100 mg,	lésion EM, QLA + LNI nécrosés
203	59 cm	760 g,	»	32 g,	»	60 mg,	ablation de TLA - vrilles
204	57 cm	722 g,	»	42 g,	»	175 mg,	ablation de TLA
206	58 cm	664 g,	»	10 g,	»	160 mg,	ablat. de TLA - immature
208	63 cm	917 g,	»	51 g,	»	130 mg,	ablation de TLA - pond
209	61 cm	732 g,	»	29 g,	»	62 mg,	ablation de TLA
212	60 cm	860 g,	»	52 g,	»	75 mg,	ablation de QLA - pond
216	60 cm	633 g,	»	34 g,	»	60 mg,	ablation de QLA - vrilles
217	56 cm	645 g,	»	28 g,	»	79 mg,	abl. de LNI+QLA, pond
218	60 cm	665 g,	»	30 g,	»	100 mg,	abl. QLA+LNI, vrilles
219	61 cm	922 g,	»	43 g,	»	190 mg,	ablation LNI+QLA, pond

Mâles et femelles opérés en juin 1960 (court terme)

N^{os} 226 à 280, plus N^{os} 226' - 242'. Aucune mensuration. Total : 57 cas

Témoins élevés de mars 1961 à juillet 1961

N° 281	mâle	59 cm	562 g,	testic.	18 g,	thyroïde	27 mg,	mûr
282	»	60 cm	572 g,	»	17 g,	»	11 mg,	mûr
283	»	48 cm	350 g,	»	3 g,	»	5 mg,	immature
284	»	49 cm	328 g,	»	3 g,	»	36 mg,	immature
285	fem.	56 cm	601 g,	ovaire	8 g,	»	82 mg,	atrésie
286	»	61 cm	665 g,	»	14 g,	»	98 mg,	atrésie
287	»	43 cm	205 g,	»	1,5 g,	»	10 mg,	immature
288	»	44 cm	239 g,	»	2 g,	»	15 mg,	immature
289	»	50 cm	400 g,	»	3 g,	»	11 mg,	immature, hymen
290	»	57 cm	700 g,	»	8 g,	»	150 mg,	hymen
291	»	49 cm	287 g,	»	2,5 g,	»	35 mg,	hymen
292	»	45 cm	248 g,	»	2 g,	»	13 mg,	hymen
293	»	58 cm	530 g,	»	18 g,	»	152 mg,	œufs utérins, atrésie
294	»	56 cm	517 g,	»	4 g,	»	140 mg,	hymen

Témoins élevés de juin à juillet 1961

N° 296	fem.	58 cm	538 g,	ovaire	19 g,	thyroïde	80 mg,	atrésie
298	»	49 cm	362 g,	»	3 g,	»	15 mg,	hymen
299	»	46 cm	217 g,	»	2 g,	»	45 mg,	hymen
300	»	54 cm	460 g,	»	4 g,	»	51 mg,	hymen
302	»	60 cm	577 g,	»	18 g,	»	81 mg,	atrésie

Opérés élevés de mars à juin-juillet 1961

N° 306	mâle	63 cm	650 g,	testic. 22 g,	thyroïde	40 mg,	mûr,	ablation LV incompl.
308	»	49 cm	363 g,	» 10 g,	»	32 mg,	mûr,	ablat. LV sub-totale
309	»	52 cm	393 g,	» 6 g,	»	32 mg,	début maturité,	témoin op
310	fem.	62 cm	712 g,	ovaire 7 g,	»	105 mg,	atrésie,	lésion EM
311	mâle	52 cm	417 g,	testic. 5 g,	»	25 mg,	ablat.	du lobe ventral
313	fem.	58 cm	629 g,	ovaire 5 g,	»	60 mg,	hymen-abl.	LV incompl.
315	»	52 cm	397 g,	» 3 g,	»	33 mg,	hymen - tém.	opéré
317	»	61 cm	702 g,	» 25 g,	»	154 mg,	pond -	atrésie
320	mâle	61 cm	659 g,	testic. 23 g,	»	18 mg,	mûr -	greffe
321	»	64 cm	720 g,	» 32 g,	»	55 mg,	mûr -	greffe
322	»	58 cm	644 g,	» 23 g,	»	24 mg,	mûr -	greffe
323	fem.	58 cm	578 g,	ovaire 40 g,	»	85 mg,	atrésie -	greffe
324	»	58 cm	745 g,	» 27 g,	»	65 mg,	atrésie -	greffe
325	»	57 cm	549 g,	» 5 g,	»	60 mg,	immature -	greffe
327	»	58 cm	695 g,	» 37 g,	»	65 mg,	atrésie -	greffe
328	»	58 cm	540 g,	» 5 g,	»	53 mg,	immature -	greffe
329	»	60 cm	767 g,	» 7 g,	»	125 mg,	immature -	greffe
330	»	60 cm	674 g,	» 14 g,	»	118 mg,	atrésie -	greffe
331	»	61 cm	610 g,	» 42 g,	»	132 mg,	atrésie -	greffe
332	»	56 cm	510 g,	» 5 g,	»	90 mg,	hymen -	greffe
334	mâle	52 cm	430 g,	impubère - QLA prélevée pour étude - décédé				
335	»	54 cm	405 g,	testic. 4 g,	thyroïde	15 mg,	immature,	abl. QLA (reste
336	»	50 cm	352 g,	» 4 g,	»	18 mg,	immature -	greffe [LNI]
337	fem.	55 cm	436 g,	ovaire 4 g,	»	75 mg,	immature -	greffe
338	»	54 cm	528 g,	» 32 g,	»	53 mg,	atrésie -	greffe

Embryons à l'éclosion (novembre 1961)

N° 339	mâle	10,4 cm -	fix. Herlant
340	fem.	10,1 cm -	fix. Helly
341	»	10,5 cm -	fix. Helly
342	»	10,3 cm -	fix. Herlant

INJECTIONS VASCULAIRES

Roussettes de Banyuls : A_1 à A_{13} - N° 1 et N° 2

Roussettes de Wimereux :

N° 121	fem.	50 cm -	367 g	
122	mâle	51 cm -	426 g,	mûr
123	»	49 cm -	337 g,	impubère
124	fem.	45 cm -	295 g	
125	»	56 cm -	570 g	
126	»	53 cm -	429 g	
127	»	52 cm -	480 g	
343	»	9,7 cm -	3,82 g	
344	»	8,2 cm -	3,11 g	
345	»	9,8 cm -	3,37 g	
346	»	10,0 cm -	3,48 g	
347	»	9,5 cm -	3,36 g	

N° 348	fem.	9,8 cm -	3,33 g	(éclose)
349	»	9,7 cm -	3,20 g	
351	»	9,5 cm -	3,34 g	
352	mâle	9,8 cm -	3,32 g	
353	»	11,2 cm -	4,05 g	
354	fem.	7,5 cm -	2,62 g	
355	»	7,5 cm -	2,68 g	
356	»	8,3 cm -	3,17 g	
357	»	10,6 cm -	4,20 g	
358	»	10,4 cm -	4,31 g	
359	»	10,5 cm -	3,57 g	
360	»	10,5 cm -	3,91 g	

FIXATIONS ET INCLUSIONS POUR LA MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

N° 85 femelle 62 cm 792 g, ovaire 57 g, gl. nid. 15 g
86 » 59 cm 745 g, » 52 g, gl. nid. 12 g
87 » 60 cm 860 g, » 55 g, gl. nid. 16 g
95 » 61 cm 865 g, » 56 g, gl. nid. 15 g - œufs utérins
96 mâle 52 cm 423 g, testic. 2 g, - immature
97 femelle 59 cm 785 g, ovaire et gl. non pesés - œufs utérins
98 » 58 cm - mûre
99 » 60 cm 730 g, mûre
100 » 60 cm 905 g, mûre
383 » mûre encore jeune
384 » de 49 cm - immature
385 » jeune
386 » de 62 cm - œufs utérins
387 mâle de 51 cm - immature
388 femelle adulte
389 » de 62 cm - mûre
390 » adulte
391 » immature de 45 cm

AUTRES SÉLACIENS ÉTUDIÉS

Scyliorhinus stellaris	SS_1 femelle de 93 cm, 3 650 g, mûre (coques utérines vides)
Galeus canis	GC_1 » de 48 cm, 450 g, immature GC_2 » de 50 cm, 600 g, immature GC_3 mâle de 51 cm, 570 g, immature GC_4 » de 52 cm, 530 g, immature
Squalus acanthias	quelques embryons avancés
Raja clavata	RJ_1 mâle de 28 cm, 127 g, immature RJ_2 à RJ_7 adultes
Torpedo marmorata	1 mâle et plusieurs femelles gestantes; embryons de 40 - 100 mm.

RÉSULTATS

I. ANATOMIE GÉNÉRALE DE L'HYPOTHALAMUS ET DE L'HYPOPHYSE.

1) ASPECT EXTÉRIEUR

La dissection de l'hypothalamus et de l'hypophyse ne peut être effectuée qu'en libérant la partie postérieure de cette dernière de ses attaches avec le plancher cranien. Comme nous l'a montré la répétition de cette opération chez près de 400 roussettes, l'insertion comporte presque toujours deux parties nettement distinctes, dont la section doit se faire séparément. L'attache antérieure représente le *pédoncule interhypophysaire.* Elle aboutit sur le renflement qui marque l'emplacement du lobe ventral de l'hypophyse, enfoui dans la *fosse pituitaire.* L'attache postérieure consiste en un *ligament hypophysaire* inséré sur le faîte ou sur la déclivité antérieure du bourrelet transversal contenant la *veine hypophysaire.*

A - HYPOTHALAMUS ET PORTION JUXTA-NEURALE DE L'HYPOPHYSE

Il est donc naturel de distinguer, dans l'hypophyse de la Roussette. deux portions, d'une part la *portion juxta-neurale* comprenant les lobes situés au-dessus du pédoncule interhypophysaire et contractant avec l'hypothalamus des rapports très étroits, d'autre part la *portion ventrale,* ou lobe ventral, éloignée de l'hypothalamus.

La figure 1 montre la face ventrale du cerveau, avec la première de ces deux portions. L'hypothalamus comporte, en avant du chiasma optique, la région préoptique, région ventrale du pédicule succédant au télencéphale, avec lequel il ne présente aucune limite nette. On ne peut définir l'hypothalamus antérieur que comme la région entourant le récessus préoptique, en arrière des deux protubérances ventrales marquant, sous le télencéphale, la présence de l'*hypostriatum.* Ces protubérances sont séparées par une scissure profonde, dans laquelle on voit disparaître un grand nombre de vaisseaux sanguins. Plus en avant, les deux nerfs terminaux s'en échappent.

Immédiatement en avant du chiasma, la paroi ventrale du 3^{e} ventricule s'amincit considérablement, à l'extrémité du récessus. Sur l'animal vivant, on distingue bien cette surface membraneuse, comprise entre deux bourrelets longitudinaux qui vont s'élargissant vers l'avant. Elle se présente comme une zone transparente de forme triangulaire, mais

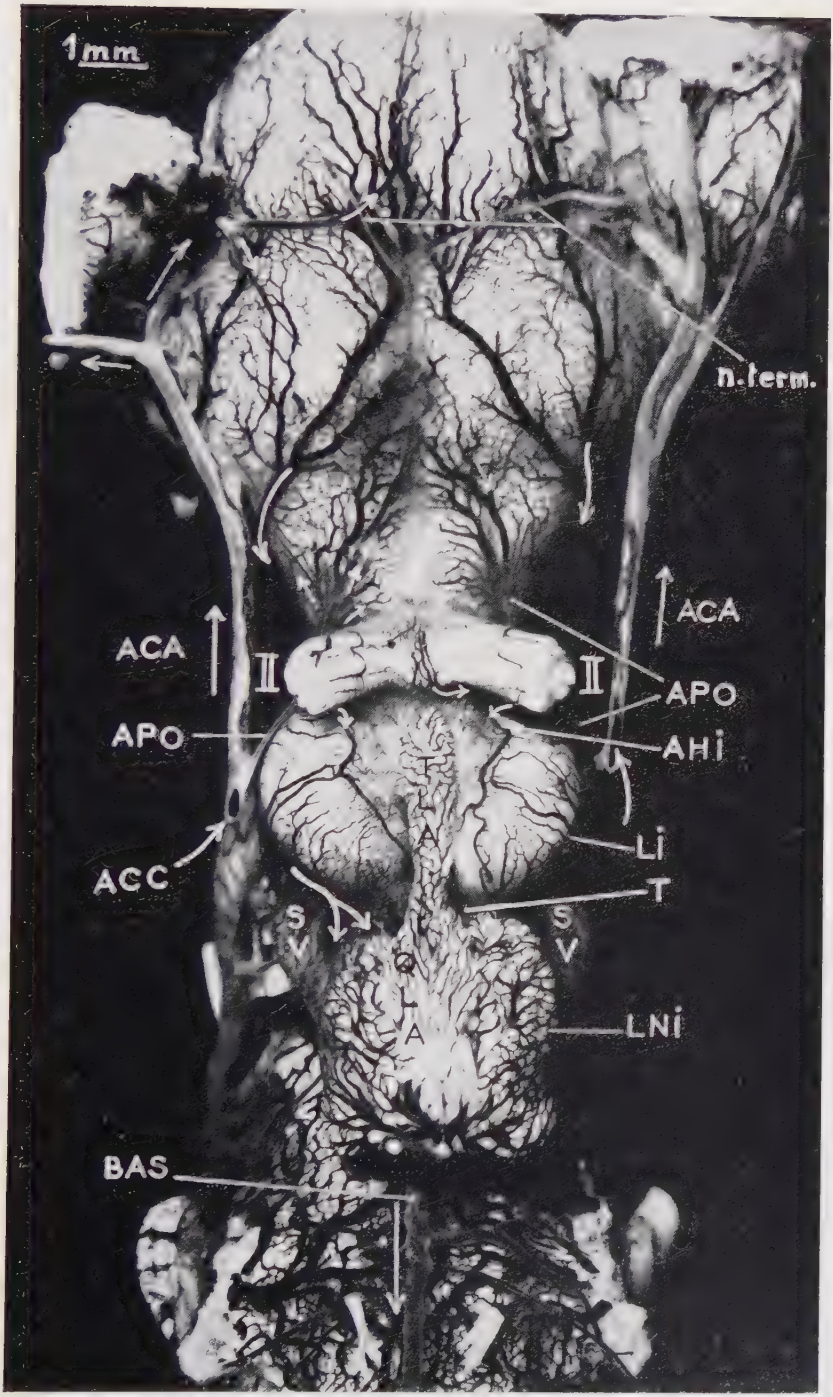
se trouve partagée en deux parties symétriques par une bandelette plus épaisse, qui se détache en clair sur le fond sombre du récessus. La figure 3, dans laquelle le récessus préoptique est vu de l'intérieur, montre cette *bandelette préoptique* comme un bourrelet interne, divisant l'extrémité du récessus en deux diverticules qui se prolongent quelque peu sous le nerf optique. La bandelette naît de la face ventrale du chiasma, dans le plan sagittal, s'en dégage insensiblement en allant vers l'avant et s'élargit en atteignant la pointe antérieure du *triangle préoptique.*

Reportons-nous à la figure 1. Le chiasma optique y présente sa concavité craniale et sa convexité caudale caractéristiques. Puis on aperçoit la région post-optique de l'hypothalamus. Deux renflements réniformes y représentent les lobes inférieurs. Entre eux, il existe une surface plus ou moins bombée que certains auteurs ont déjà mentionnée sous le nom de *lobe médian,* spécialement chez les Téléostéens.

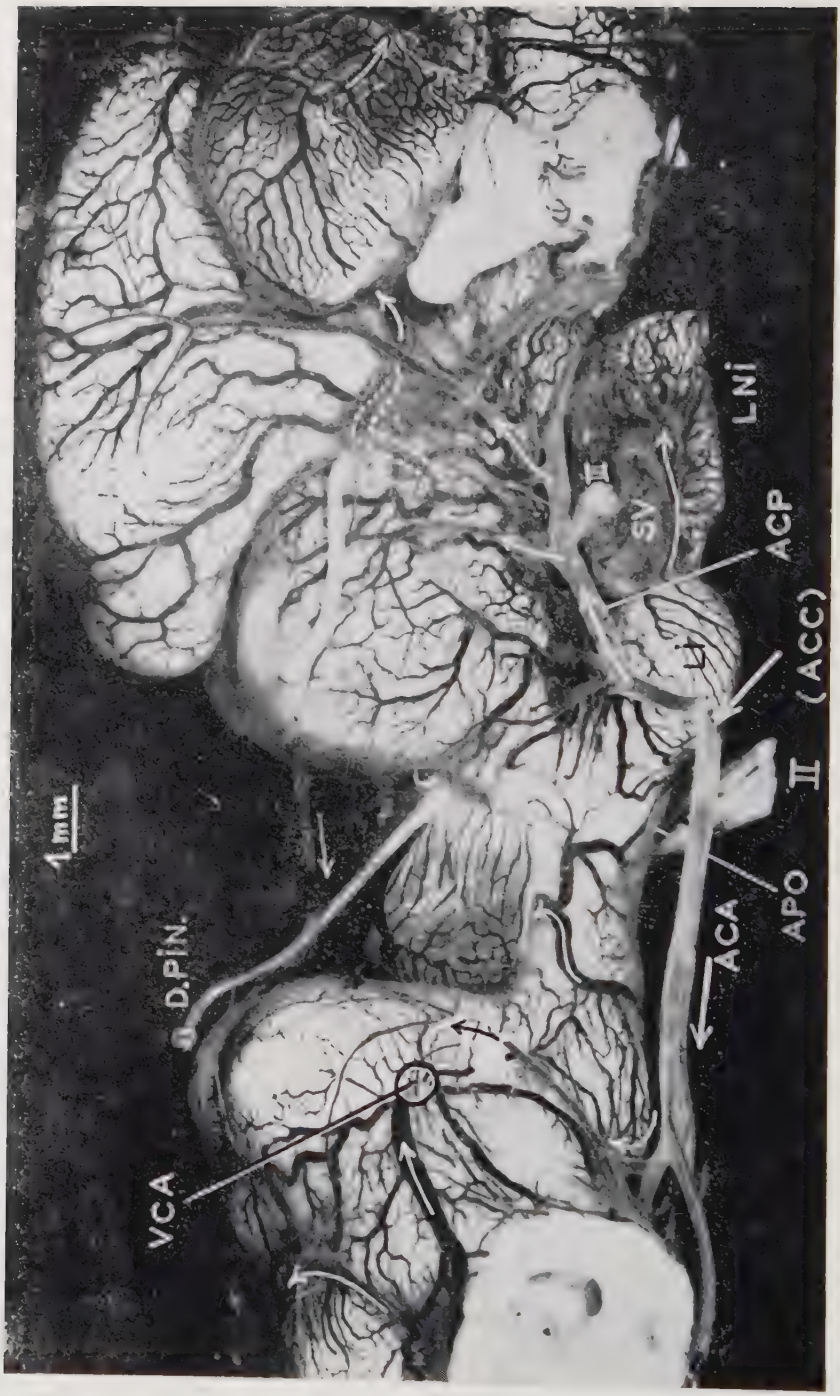
C'est à ce niveau que s'insère l'extrémité rostrale du lobe antérieur de l'hypophyse. La *tête du lobe antérieur* a la forme d'une languette très allongée, rétrécie en arrière des lobes inférieurs où elle se termine en pointe à la face ventrale du lobe. La *queue du lobe antérieur* lui succède en arrière. Elle apparaît comme une zone élargie et plus aplatie, qui se manifeste déjà du côté dorsal avant la fin de la tête du lobe, *avec laquelle elle possède une limite très oblique.* La queue du lobe antérieur a une surface moins compliquée, boursouflée seulement sur les côtés, alors que la tête est finement plissée du côté apparent. Son extrémité postérieure est recouverte d'une couche de tissu fibreux en continuité avec celle qui revêt le ligament hypophysaire et tout le fond de la fosse pituitaire. L'apparence blanc nacré et le masquage des vaisseaux en résultent. On aperçoit à peine, comme dans la plupart des cas, le point d'émergence du pédoncule interhypophysaire (marqué ici par un point noir). Celui du très court ligament hypophysaire correspond aux deux sections noires ovales des veines qui le traversent.

La queue du lobe antérieur est soutenue successivement par le lobe médian, par la tige pituitaire et par le lobe neuro-intermédiaire, qui présente ventralement une dépression en gouttière dans laquelle elle se loge. Elle se soude étroitement à ce dernier lobe par son tiers postérieur, et le ligament leur est commun. Lorsqu'on déplace légèrement le lobe antérieur à l'aide d'une pince, sur l'animal vivant, on constate que la tête adhère complètement au lobe médian, mais que la queue du lobe ne s'y rattache que par un étroit raphé dorsal. Ce raphé se prolonge plus ou moins loin vers l'arrière suivant les individus, sous la tige pituitaire, le long d'un épaississement du plancher infundibulaire qui relie

Fig. 1 - Cerveau de Roussette (N° 127). - Face ventrale. - Injection vasculaire. Abréviations : n. term. = nerfs terminaux; les autres abréviations sont données dans le répertoire (p. 18), valable pour toutes les figures.



4 *L'Appareil Hypophysaire de la Roussette*


VCA
D.PIN.
1 mm
ACA
APO
II
(ACC)
ACP
SV
LNi

le rebord postérieur du lobe médian au lobe neuro-intermédiaire. Ensuite, sur une certaine longueur, le lobe se trouve bien logé dans une dépression sous le lobe neuro-intermédiaire, mais ne présente avec ce dernier que des liens conjonctifs très lâches, espacés ou même nuls, de telle sorte qu'il apparaît libre à la dissection. Enfin, on atteint la zone où les deux lobes sont intriqués intimement.

A première vue, on est tenté de distinguer, dans le *processus infundibulaire* qui supporte le lobe neuro-intermédiaire, deux parties. Le sac vasculaire comprendrait les diverticules latéraux visibles sur les figures 1, 2, 3, 4, etc., ainsi que la face dorsale du processus. Sur la face ventrale, on observe une bandelette blanche médiane et, de chaque côté, une portion de la paroi aussi richement vascularisée que le sac proprement dit. Mais cette riche vascularisation diffère profondément de celle du sac : au lieu d'un réseau capillaire dilaté, dans lequel le sang circule à une vitesse extrêmement faible, on trouve ici deux séries de puissantes ramifications issues de deux grosses veines, les *veines afférentes latérales* (Meurling), dont le sang progresse rapidement vers le lobe neuro-intermédiaire. Avec Bugnon et Lenys, nous pouvons appeler *tige pituitaire* toute cette région ventrale du processus infundibulaire.

Le lobe neuro-intermédiaire a la forme d'une calotte dissymétrique dont les bords passent insensiblement au sac vasculaire et à la tige, son épaisseur maximum étant atteinte dans la moitié postérieure. Le contour de cette calotte est d'ailleurs grossièrement quadrangulaire, et la dépression longitudinale antérieure déjà décrite la partage en deux *lobules latéraux* (Sterzi). L'un de ces lobules occupe souvent sur la tige pituitaire une position plus avancée que son voisin (fig. 1) et, à y regarder de près, on constate que les bords du lobe comportent de nombreux îlots de tissu glandulaire disséminés dans la tige. La figure 2 (et aussi 3 et 4) montre la surface dorsale du lobe, qui mesure le tiers ou la moitié de la surface ventrale.

La paroi dorsale du processus infundibulaire est la partie la plus typique du sac vasculaire, avec son réseau capillaire dilaté et serré lui conférant une teinte rouge vif sur le vivant. Elle présente constamment trois diverticules : les deux *diverticules latéraux*, particulièrement développés, et un *diverticule dorsal* médian. Les diverticules latéraux ont été souvent à l'origine d'une erreur, certains auteurs parlant de « deux sacs vasculaires » chez les Elasmobranches, lorsqu'ils négligeaient l'observation par la face dorsale. En avant, le sac s'arrête au contact du lobe postérieur de l'hypothalamus, évagination comparable aux corps mammillaires des Mammifères.

Fig. 2 - Cerveau de Roussette (N° 127). - Vu du côté gauche. - Abréviations : D. PIN. = diverticule pinéal; pointillés = anastomose veineuse.

B - BASE CRANIENNE ET LOBE VENTRAL DE L'HYPOPHYSE

En examinant le fond de la boîte cranienne (fig. 5), on peut reconnaître la présence du lobe ventral, qui détermine chez l'adulte un renflement ovoïde transversal, en avant d'un bourrelet arqué appuyé sur les côtés de la boîte. Ce dernier renferme la *veine hypophysaire* (ou veine interorbitaire). Mais l'ensemble est revêtu d'une épaisse couche de tissu fibreux calcifié, et cette partie de l'hypophyse échappe facilement à l'observation, surtout chez la roussette immature, chez laquelle le lobe ventral est aplati. On retrouve une partie du pédoncule interhypophysaire comme une cupule épithéliale insérée sur le sommet du lobe; ce segment distal du pédoncule coupé semble fréquemment se terminer dans le tissu fibreux, sans atteindre vraiment le lobe sous-jacent, étant donné la facilité avec laquelle on parvient à le détacher. Souvent, le pédoncule même n'est pas sectionné au cours de la dissection : un faisceau fibreux prend sa place; l'extrémité du pédoncule ne sort pas de la masse du lobe antérieur. Chez la Roussette, le pédoncule interhypophysaire présente donc un développement variable suivant les individus et apparaît généralement incomplet chez l'adulte.

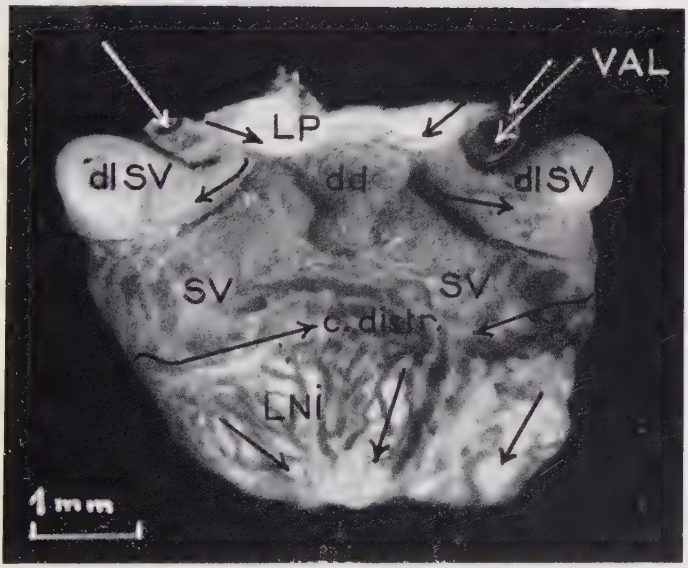
La figure 7 montre une reconstruction graphique, par projection sur le plan sagittal, d'un tel pédoncule, le plus complet que nous ayons rencontré, reconstitué après avoir été spécialement préservé lors de la dissection de l'hypophyse. C'est un tubule qui prend naissance dans l'axe de la queue du lobe antérieur, s'allonge vers l'arrière, puis s'incurve légèrement vers le bas à son extrémité pour passer dans le tissu fibreux du plancher cranien, dans lequel il montre deux petites vésicules annexes. Creux jusque-là, le pédoncule se ferme et s'effile avant d'atteindre le lobe ventral, avec lequel il ne possède qu'une liaison très ténue. En tout cas, sa lumière ne communique pas avec la vaste cavité du lobe ventral, et le passage dans celle-ci de la substance colloïde qu'il contient est impossible. Ce pédoncule, comme le conduit correspondant que l'on observe dans l'épithélium du lobe ventral, doit être considéré comme un rudiment sans valeur physiologique.

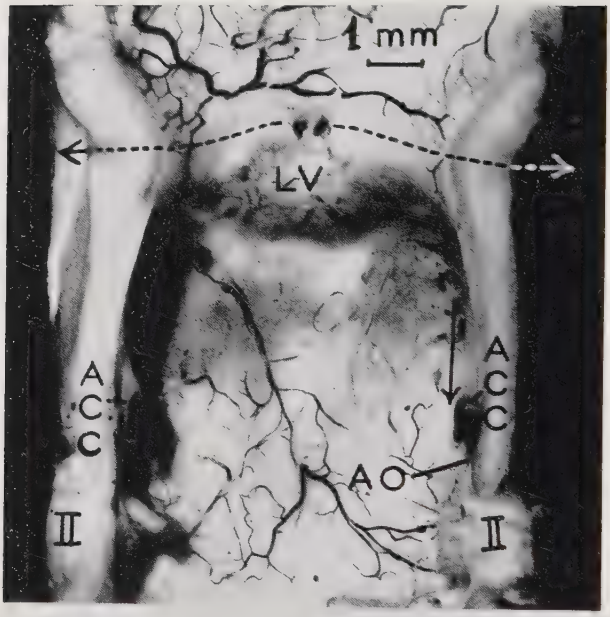
La dissection du lobe ventral, laborieuse, révèle les formes caractéristiques de l'organe, que l'on devine à travers son enveloppe (fig. 5). La partie centrale est profondément incisée à l'avant par un repli de la paroi, qui sépare deux *renflements* antérieurs importants et souligne la symétrie de l'organe. Latéralement, le lobe se prolonge par deux

Fig. 3 - Préparation injectée de Sc. caniculus (N° 126). - Extension ventrale des cavités hypothalamiques. - Drainage de l'hypothalamus antérieur. Abréviations : tr. opt. = tractus optiques.

Fig. 4 - Face dorsale de l'hypophyse et du sac vasculaire. - Pièce non injectée, fixée au formol. - Abréviations : LP = partie du lobe postérieur; c. distr. = couronne distributrice de veinules répartissant le sang dans le LNI.

tr.
opt.
tr.
opt.
Li
E
M
Li
2 mm


VAL
LP
dl SV
dd
dl SV
SV
SV
c. dist.
LNi
1 mm



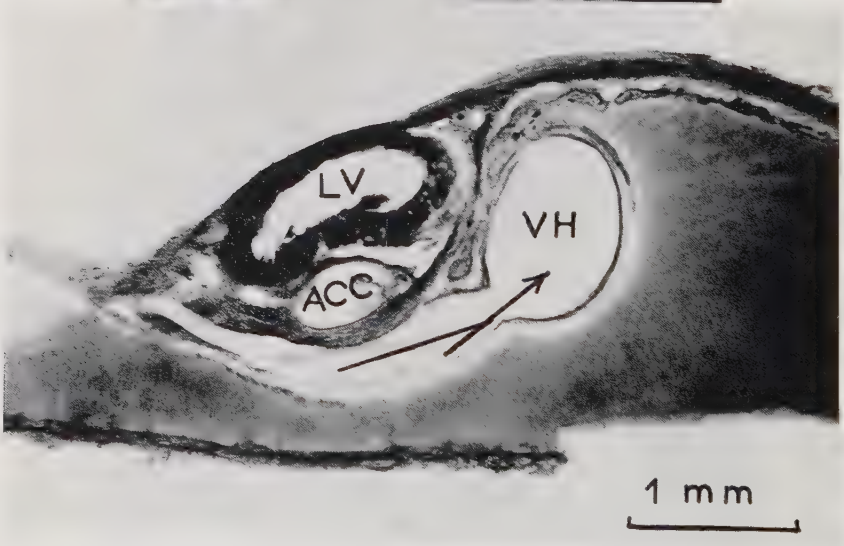


Fig. 5 - Fond de la boîte cranienne (N° 126). - Injection vasculaire. - Situs du lobe ventral. - Sens de la circulation dans la veine hypophysaire. Abréviations : AO = artère optique.

Fig. 6 - Coupe parasagittale dans le plancher cranien. - Lobe ventral en place, avec son entourage vasculaire

bras arqués jusqu'au niveau des parois latérales du crâne, où ils se terminent par deux pointes mousses. La surface dorsale du lobe, quand il est complètement débarrassé de son enveloppe, apparaît striée dans le sens longitudinal, à intervalles réguliers, ce qui correspond à un plissement de l'épithélium. Seule une petite région centrale est lisse, amincie de telle sorte qu'elle est devenue transparente. La face ventrale a le même aspect, mais elle porte les empreintes des artères cérébrales, qui la rendent concave (fig. 6). Au niveau des bras, on voit ces empreintes remonter sur la face postérieure. Les artères progressent ensuite sur les parois craniennes latérales, se dégageant peu à peu du tissu fibreux en remontant jusqu'à la hauteur du chiasma optique (fig. 5).

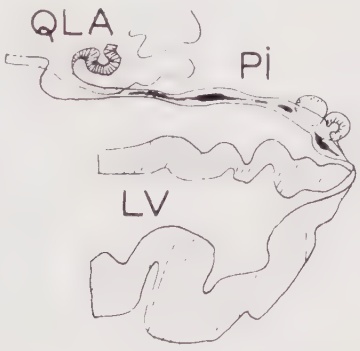


Fig. 7 - Reconstruction graphique d'un pédoncule interhypophysaire. - En noir = colloïde. En hachures = diverticule terminal de la QLA.

La dépression du cartilage occupée par le lobe ventral se creuse très progressivement à partir de l'avant, où aucune limite nette ne peut lui être assignée. Cette *fosse pituitaire* bute en arrière contre le surplomb cartilagineux sans qu'une *fosse transverse* apparaisse distinctement a cet endroit, comme le voulait Allis. La *fenêtre hypophysaire,* par laquelle les carotides pénètrent dans le crâne, se présente comme un puits oblique creusé dans la partie postérieure de la fosse.

La veine hypophysaire, par ses dimensions et parce qu'elle représente une anastomose transversale des sinus orbitaires, mérite le nom de « sinus interorbitaire ». Elle occupe le *canal pituitaire,* creusé dans l'épais bourrelet cartilagineux dominant la fosse pituitaire à la manière d'un *dorsum sellae.* Il ne s'agit pas seulement, comme le montre la figure 5, d'une barre transversale placée en travers du plancher cranien, mais d'une *constriction* affectant aussi les parois latérales de la boîte cranienne et séparant la *loge hypothalamique* de la chambre trigémino-faciale. A l'endroit où se rattachait le ligament hypophysaire, on observe un ou deux orifices (fig. 5), qui sont les sections des veines de la portion juxta-neurale de l'hypophyse.

2) CAVITÉS DE L'HYPOTHALAMUS

La série de coupes transversales des figures 10 à 24 permet de situer le 3e ventricule et sa dépendance, le *récessus infundibulaire* ou, plus simplement, *infundibulum*. Ces cavités sont limitées par une membrane épendymaire dont les fonctions sont mal connues, mais dont les épaississements, munis d'une ciliature importante et creusés en forme de gouttière, paraissent destinés à faciliter la circulation du liquide céphalo-rachidien dans les régions d'étranglement : entrée de l'infundibulum et entrée des lobes inférieurs.

Sur les coupes longitudinales (fig. 8–9), on note qu'un rétrécissement divise l'infundibulum en deux parties. La première, avec ses diverticules, les récessus des lobes inférieurs et le récessus postérieur, diffère de la seconde, la vaste cavité du processus infundibulaire. Ce rétrécissement est caractéristique de la Roussette, chez laquelle la plaque basale de l'hypothalamus conserve une grande épaisseur jusqu'au niveau de l'arrière des lobes inférieurs. A cet endroit, elle présente même un ressaut, avant de passer brusquement à la mince paroi du processus. La même chose se rencontre chez *Scyliorhinus stellaris*. Mais, contrairement aux autres Sélaciens, les Roussettes sont entièrement dépourvues du *récessus post-optique* que l'on devrait observer sous le bord postérieur de la lame post-optique.

L'*infundibulum postérieur* est une cavité compliquée de nombreuses anfractuosités (fig. 3). La face interne de la tige pituitaire porte un épaississement qui se présente à l'entrée du processus comme une bandelette blanchâtre et s'étale ensuite sur tout le lobe neuro-intermédiaire. C'est le *faisceau hypothalamo-hypophysaire*. Il est possible d'isoler par la dissection cette nappe de fibres nerveuses et d'en étudier la constitution microscopique après coloration *in toto*. Retenons ici sa forme, en éventail, avec des extrémités déchiquetées qui correspondent aux racines des digitations nerveuses pénétrant dans le lobe. Latéralement, encadrant le faisceau, s'étendent les parties de la tige supportant les troncs veineux afférents du lobe neuro-intermédiaire. Cette portion de la paroi est très tourmentée, anfractueuse, et l'infundibulum s'y prolonge assez loin vers la face postérieure des lobes inférieurs.

Les *diverticules latéraux* du sac vasculaire possèdent chacun un récessus bien délimité, débouchant dans l'infundibulum postérieur par une boutonnière étroite, dont le grand axe est dirigé dans le sens antéro-postérieur. Dans ces diverticules et, à un moindre degré, dans les parties dorsales du sac, on observe un plissement intense de la surface intérieure, chaque pli ou renflement renfermant une varicosité du réseau capillaire. C'est là un caractère typique du sac vasculaire. La figure 53 montre les fascicules nerveux qui cheminent à l'intérieur du sac, en passant par-dessus ces boursouflures pour aller rejoindre le « nerf » du sac correspondant, situé entre le lobe inférieur du même côté et le lobe postérieur de l'hypothalamus. Ce faisceau nerveux est assez compact pour pouvoir être disséqué.

3) CAVITÉS DE L'HYPOPHYSE ET STRUCTURE DE LA GLANDE

Les Vertébrés supérieurs ne conservent à l'état adulte, des cavités de leur ébauche hypophysaire, qu'une fente hypophysaire entre le lobe antérieur (ou lobe distal) et le lobe intermédiaire. Les Ostéichtyens les plus primitifs ont souvent une pro-adénohypophyse de structure folliculaire. Chez les Vertébrés les plus divers, on assiste à la formation de cavités nouvelles, ou cystes, dans certaines conditions physiologiques ou pathologiques. Mais les Poissons Elasmobranches conservent à l'état adulte un système de cavités hypophysaires très développé, qui constitue un de leurs traits les plus remarquables.

A - HYPOPHYSE DE L'ADULTE

Nous avons vu que les cavités du lobe antérieur, d'une part, et du lobe ventral, de l'autre, ne communiquent pas à travers le pédoncule interhypophysaire, sauf peut-être exceptionnellement.

a) *Lobe antérieur*

Sur des coupes transversales du lobe antérieur (fig. 17-24), on peut vérifier que l'épithélium glandulaire n'a pas été remanié; il conserve une *structure bifaciale,* tout en étant compliqué de multiples replis. A l'intérieur de ces plis et de ces tubules, on peut toujours retrouver une cavité. Le lobe antérieur représente par conséquent une vaste vésicule épithéliale plissée. Il convient cependant de préciser que cela n'implique pas que *toutes* les cavités rencontrées communiquent entre elles. Dans la tête du lobe, la prolifération tissulaire est assez intense pour entraver l'extension des cavités à l'intérieur des bourgeons épithéliaux, surtout chez les femelles adultes. On observe alors la formation de cavités *de novo*. Mais le modèle bifacial est toujours respecté. On n'assiste jamais à la prolifération anarchique de bourgeons pleins qui caractérise le développement des hypophyses massives.

La disposition des tubules est irrégulière à l'avant. En arrière, (fig. 19 et suivantes), ils s'ordonnent sur deux rangs plus ou moins nets, et l'on voit bientôt apparaître l'*axe du lobe antérieur* auquel ils sont rattachés, dirigés obliquement vers l'avant et vers le bas. Cet axe est une portion non plissée, renfermant une *cavité axiale* qui se développe de plus en plus vers l'arrière. Sa paroi dorsale prend en avant le nom de *lame tubérale,* car elle est appliquée contre l'hypothalamus. Sa paroi ventrale se réduit à une bande étroite et mince, située au-dessus de la zone conjonctive et vasculaire qui occupe la profonde *gouttière ventrale* du lobe. Nous donnons à cette bande le nom de *bandelette axiale du lobe antérieur.*

La paroi de la queue du lobe est beaucoup moins profondément plissée, d'où l'extension plus grande de la cavité à ce niveau; l'ensemble est comparable à un sac, le « sac dorsal » de Sterzi. Après les derniers tubules de la tête du lobe antérieur (fig. 21), la profondeur de la gouttière ventrale diminue progressivement vers l'arrière et, en même

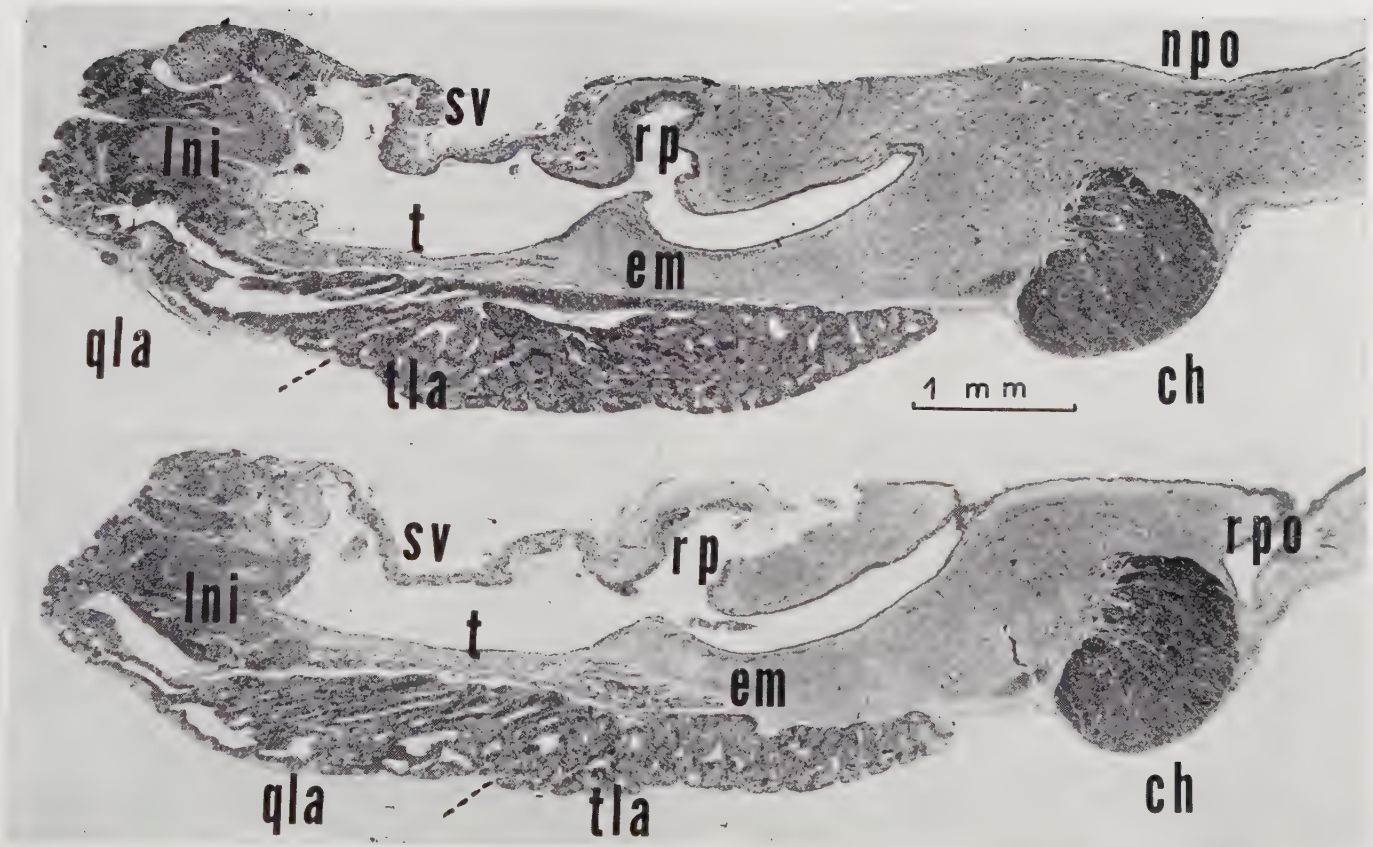


Fig. 8 et 9 - Deux coupes longitudinales dans l'hypothalamus. - Prises dans une même série histologique. - Bleu alcian - érythrosine

temps, la cavité perd sa forme de V renversé. Il existe une véritable transition entre le lobe antérieur et le lobe neuro-intermédiaire : les parois du premier sont *en continuité* avec les couches de cellules glandulaires du second (fig. 8). En arrière du niveau de la figure 24, la queue du lobe antérieur n'a plus de paroi dorsale propre, car ses deux lames latérales se raccordent directement au lobe neuro-intermédiaire. Au contact de la cavité, celui-ci ne différencie pas de revêtement épithélioïde qui fasse office de couche limitante, mais s'effondre en une *hernie* dont les cellules semblent mourir et s'exfolier peu à peu, contribuant peut-être à la production de la colloïde des cavités. La queue du lobe antérieur apparaît alors étroitement appliquée contre le lobe neuro-intermédiaire; elle se réduit pratiquement à un feuillet épithélial faiblement plissé. Des *plis isolés,* dont la cavité ne communique plus avec la cavité générale du lobe, sont fixés de la même manière à proximité, sans ordre bien défini. Plus en arrière, au delà de la *boutonnière* allongée par laquelle se produit la hernie des cellules intermédiaires, le lobe antérieur se referme de nouveau sur lui-même avant de se terminer en cul-de-sac. A son extrémité postérieure, il se différencie encore quelques tubules glandulaires, parmi lesquels on note généralement la présence d'un petit diverticule médian, ventral, d'une allure caractéristique (fig. 7). Ce *diverticule terminal* de la queue du lobe antérieur se raccorde au lobe neuro-intermédiaire par sa paroi dorsale.

Le point de départ du pédoncule interhypophysaire n'est souvent plus bien visible chez l'adulte. On peut découvrir quelques traces de tissu épithélial dégénéré, reliant entre eux plusieurs cystes à colloïde et se rattachant à la bandelette axiale. Parfois, on observe l'enroulement de cette bandelette en une gouttière, passant à un tube plus ou moins oblitéré qui est le départ du pédoncule (fig. 7). *Le pédoncule interhypophysaire représente donc le prolongement, hors du lobe antérieur, de la bandelette axiale.* Celle-ci ne se continue pas dans le lobe antérieur en arrière du point de départ du pédoncule.

Deux coupes longitudinales jumelles (fig. 8-9), parasagittales, montrent une structure essentielle de la queue du lobe antérieur : une série de plis obliques marginaux. Sur une coupe peu éloignée du plan sagittal (fig. 8), on voit encore la cavité axiale du lobe dans presque toute son étendue. La tête du lobe, avec ses lumières étroites, se prolonge très loin vers l'arrière sur la ligne médiane ventrale, au niveau des premiers lobules intermédiaires. Sous la tige pituitaire, la paroi dorsale du lobe amorce une série de plis. Dans une coupe franchement parasagittale, la série de plis est bien apparente (fig. 9) et leur orientation est des plus significatives. Les extrémités antérieures et supérieures sont groupées, serrées, si bien que l'ensemble dessine un éventail faiblement ouvert. Les plis les plus avancés seront dont obliques, les plus reculés presque horizontaux. Cette disposition convergente est visiblement en rapport avec la présence, dans la paroi de l'hypothalamus, d'un système de vaisseaux particulier, le *glomérule* (pair), compris dans la coupe de la figure 9.

LÉGENDES DES ILLUSTRATIONS

Série de coupes transversales dans l'hypothalamus de la Roussette

Schéma des centres et des voies de l'hypothalamus. - Structure de l'hypophyse (sauf le lobe ventral). - Croix = trajets neurosécrétoires préoptiques. - En noir = neurones neurosécrétoires préoptiques. - Cercle et point = autres neurones. - Hachures = bandelette axiale, couches de cellules intermédiaires. En grisé = leptoméninge. - L'échelle (1 mm) est valable pour toute la série.

Fig. 10 - Niveau antérieur du noyau préoptique.

Fig. 11 - Niveau du récessus preoptique

Fig. 12 - Début du chiasma optique. - Tractus « rétino-hypothalamique » (TRH) coupé tangentiellement

Fig. 13 - Niveau du chiasma optique. - D'un côté, on remarque que des fibres optiques passent à l'extérieur du *tractus pallii.*

Fig. 14 - Limite entre l'hypothalamus antérieur et l'hypothalamus postérieur.

Fig. 15 - Début de l'hypothalamus postérieur. - Apparition des noyaux médians (NM), encore unis dans leur portion antérieure. - Entrecroisements post-chiasmatiques : commissure transverse, fibres commissurales diffuses, décussation des tractus du pallium. - Les collecteurs veineux longitudinaux sont nets.

Fig. 16 - Apparition des sillons thalamo-hypothalamiques, dépressions contenant (à droite) les artères et artérioles (br. = branches) hypothalamiques supérieures. - Apparition du « lobe médian ».

Fig. 17 - Niveau des lobes inférieurs. - Noyaux médians pairs. - Le « lobe médian » correspond ici à une éminence médiane (antérieure) supportant la TLA.

Fig. 18 - Rassemblement des fibres préoptico-hypophysaires en un faisceau (FPH). - Début du noyau du tuber (NT). - Apparition du tissu lacuneux au niveau du plexus capillaire de l'éminence médiane; limité par un trait fin.

Fig. 19 - Zone des glomérules, logés dans deux sillons symétriques, entourés de tissu lacuneux. - Apparition de la cavité axiale du lobe antérieur et de la bandelette axiale (hachures).

Fig. 20 - Fin des glomérules et du noyau du tuber. - L'éminence médiane se prolonge sur la paroi dorsale du lobe antérieur (début de la QLA). - D'un côté, un tractus du sac vasculaire (tr. sv.).

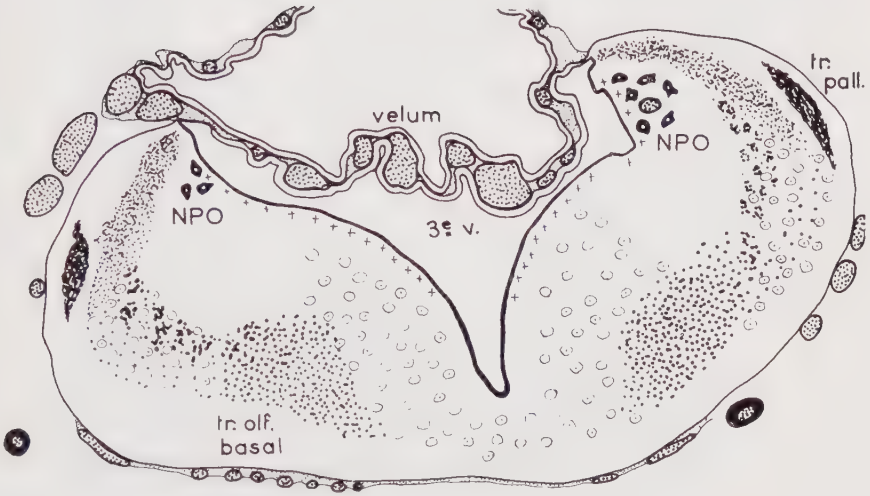
Fig. 21 - « Tige pituitaire » et QLA. - Partie médiane : faisceau hypothalamo-hypophysaire (contenant, à notre connaissance, seulement des fibres neurosécrétoires préoptiques, les seules bien reconnaissables). - Parties latérales : veines afférentes latérales et leur branches, irriguant le LNI.

Fig. 22 - Entrée du lobe neuro-intermédiaire. - Abréviations : T = fin de la tige pituitaire.

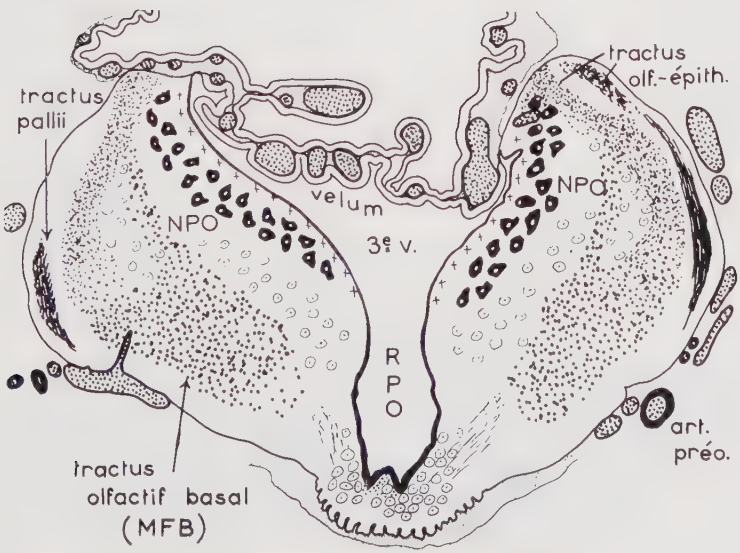
Fig. 23 - Structure du lobe neuro-intermédiaire : couches de cellules glandulaires péricapillaires, digitations nerveuses avec neurosécrétat (+). - Une vésicule épithéliale du type QLA, peu développée.

Fig. 24 - Début de la zone de continuité entre QLA et LNI. - La bandelette axiale se creuse et fera passage au pédoncule interhypophysaire.

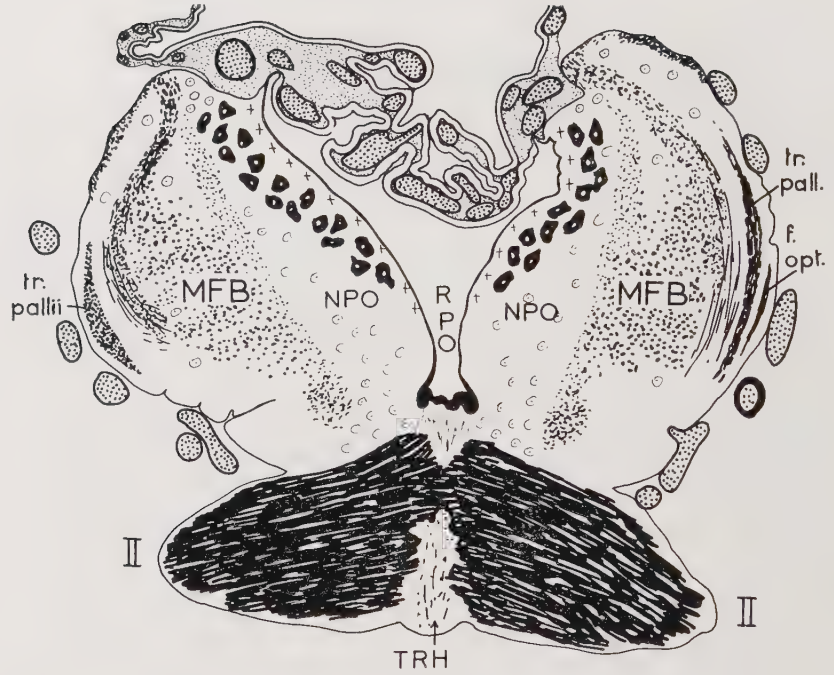
FIGURES 10 et 11

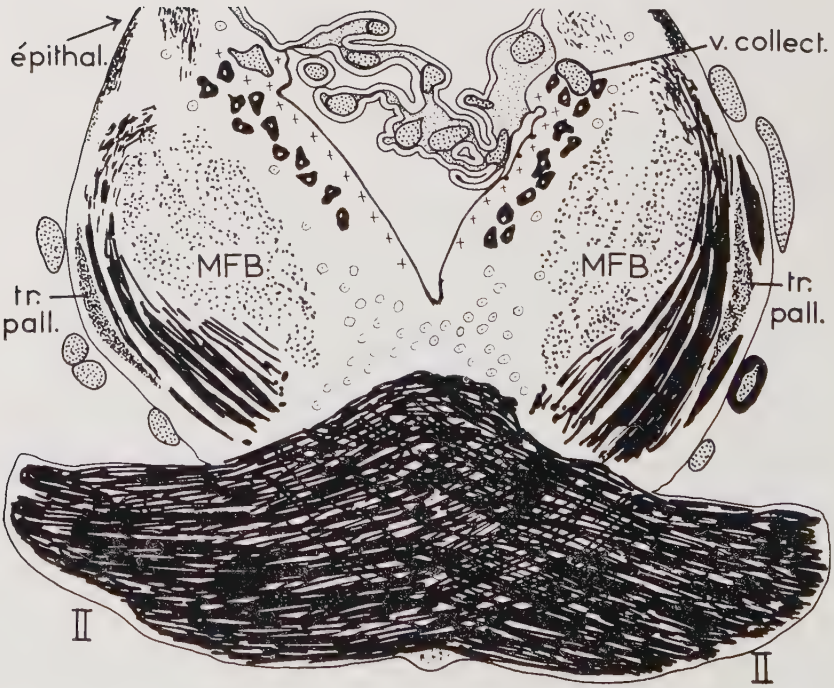


1 mm

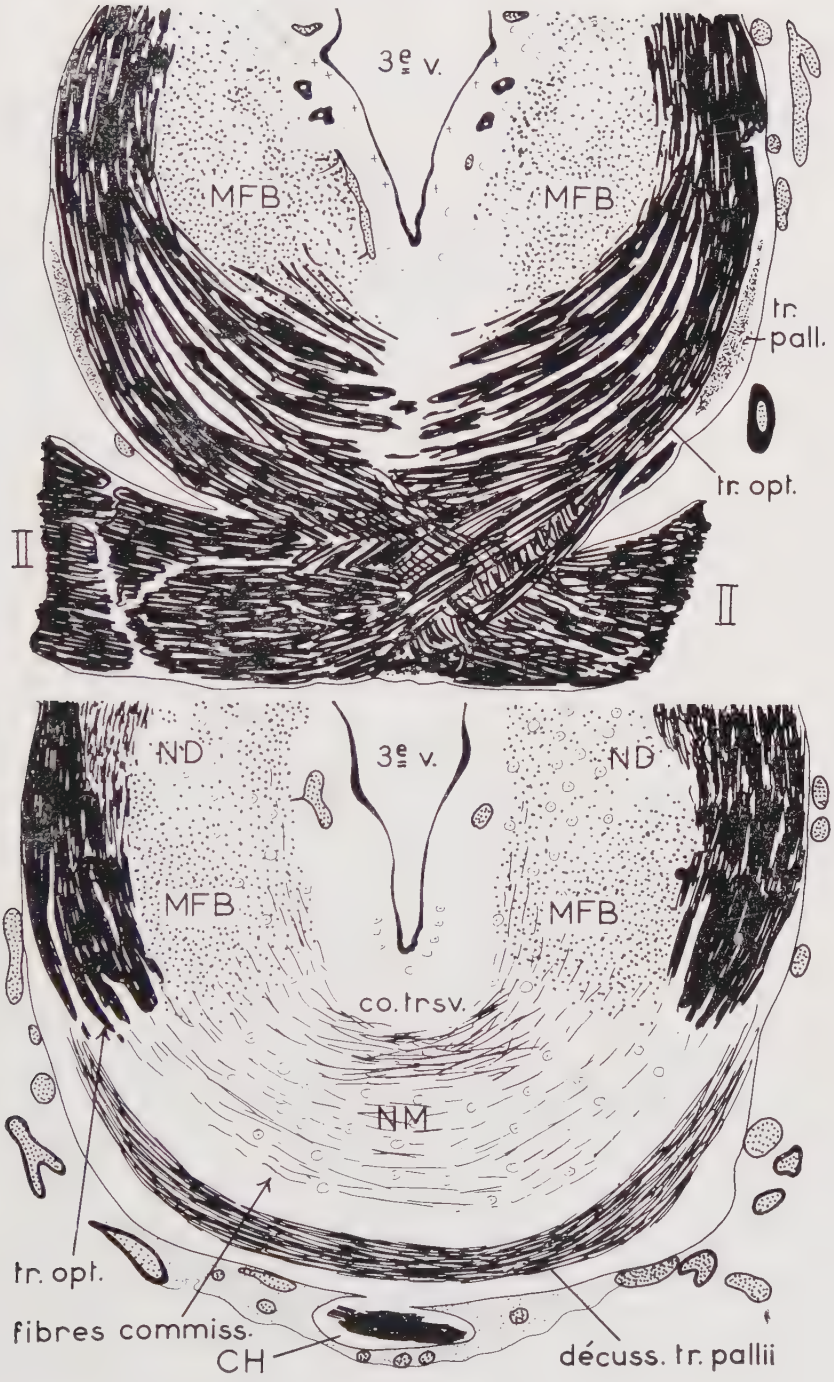


FIGURES 12 et 13

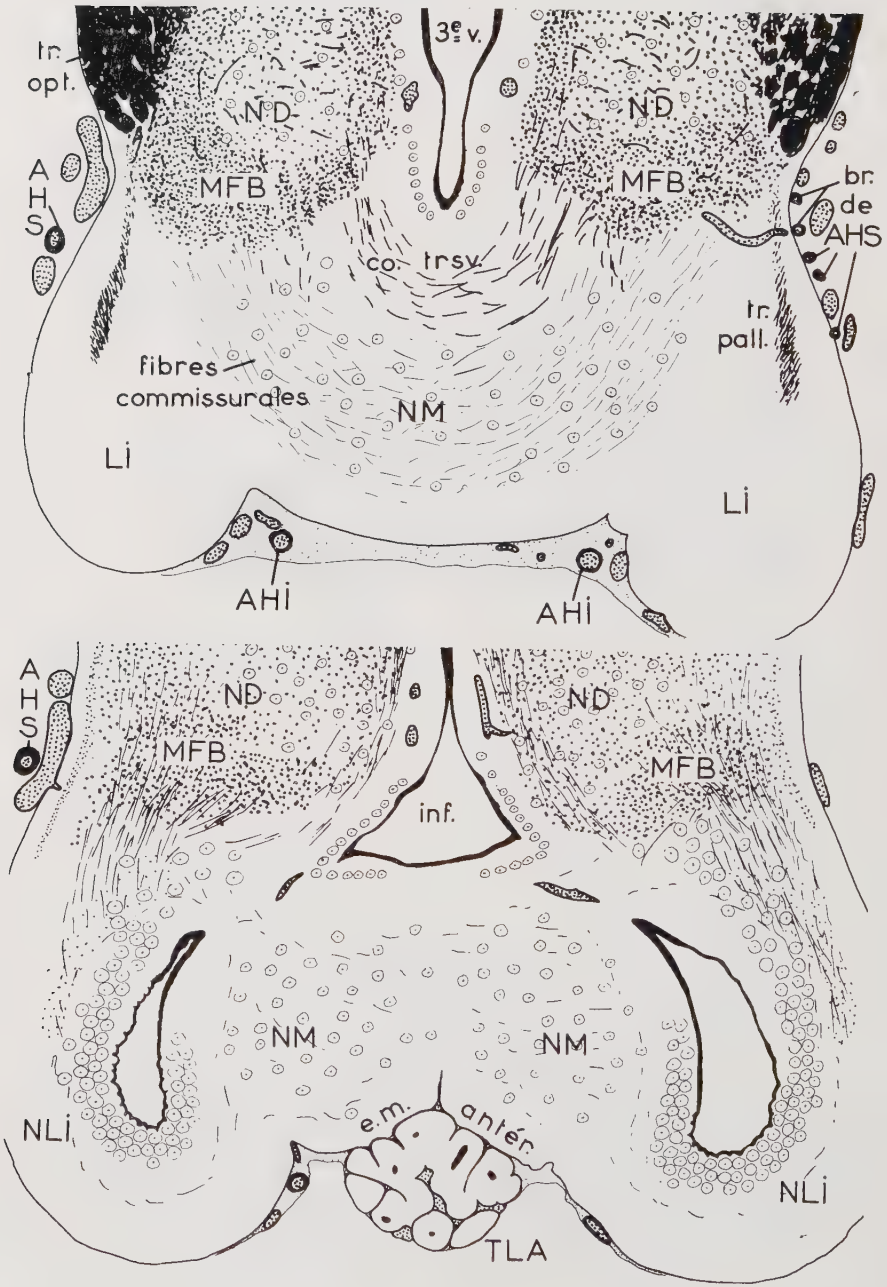




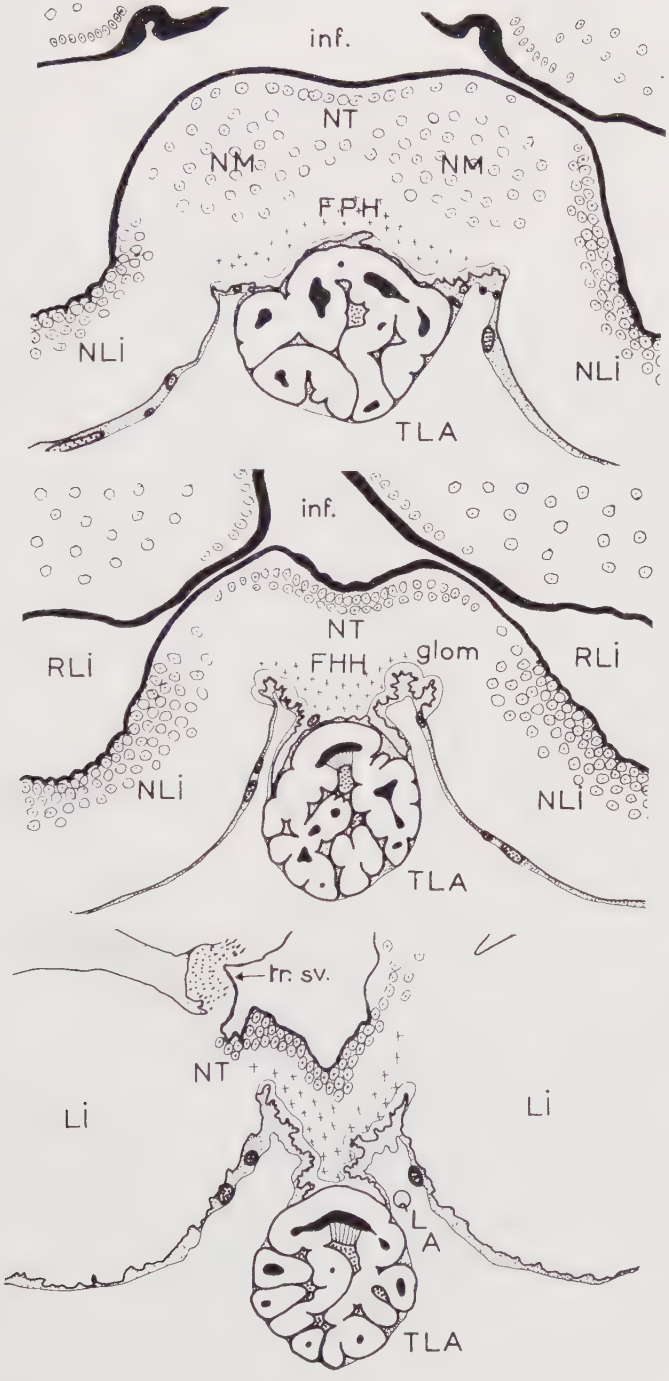
FIGURES 14 et 15



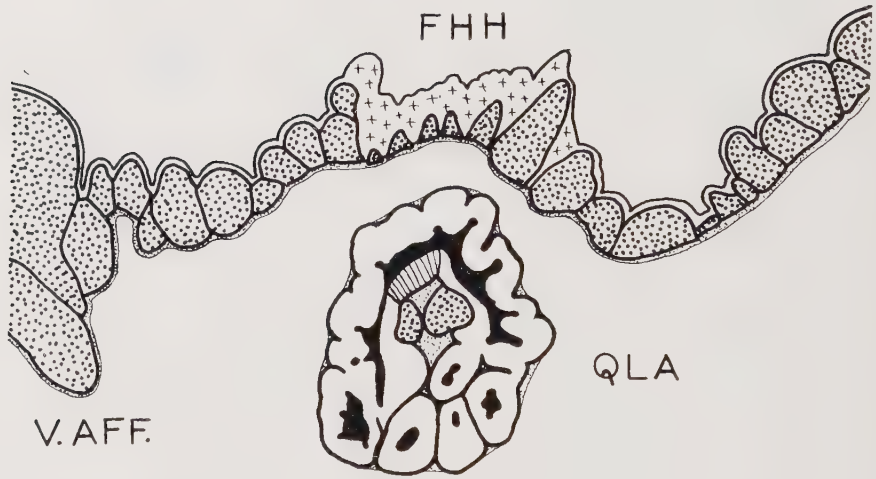
FIGURES 16 et 17



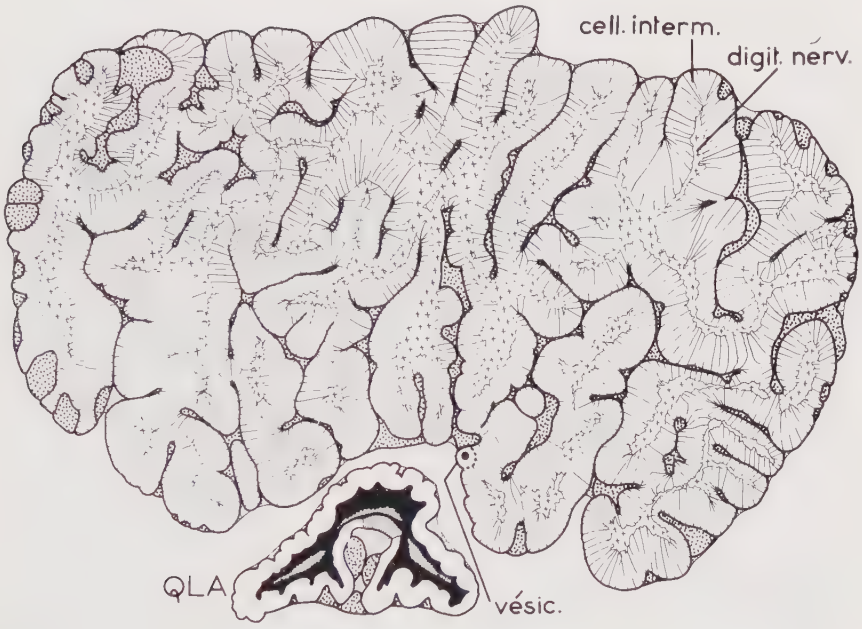
FIGURES 18, 19 et 20



FIGURES 21 et 22



FIGURES 23 et 24



L'existence de la queue du lobe antérieur, son autonomie structurale, sa polarisation par les glomérules vasculaires se retrouvent avec une netteté frappante chez *Scyliorhinus stellaris*. Sur une coupe parasagittale (fig. 25), on distingue des trajets vasculaires très obliques, formant

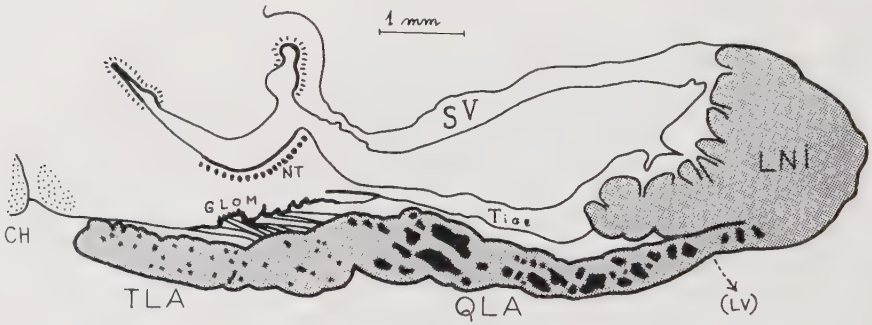


Fig. 25 - *Hypophyse de Scyliorhinus stellaris*. Schéma d'une coupe longitudinale parasagittale, d'après une photographie. En noir = cavités du lobe antérieur.

une sorte de tractus passant dans le tissu conjonctif interposé entre le lobe et l'hypothalamus, qui atteignent la queue du lobe antérieur au niveau d'une protubérance antérieure, à la limite de la tête et de la queue du lobe. Les deux parties du lobe antérieur se différencient nettement par le développement de leurs cavités, ponctuelles à l'avant, assez vastes en arrière. Sur une coupe sagittale, la queue du lobe antérieur de *Scyliorhinus stellaris* se présente également comme un « sac dorsal » très simple. Mais il ne faut pas perdre de vue qu'il ne s'agit là, pour ainsi dire, que d'un artefact de coupe et que *la queue du lobe antérieur a la valeur d'un véritable lobe hypophysaire.*

b) *Lobe neuro-intermédiaire*

Le lobe neuro-intermédiaire présente l'aspect plissé et la structure bifaciale des autres régions hypophysaires. D'épaisses couches de cellules intermédiaires entourent les vaisseaux. Mais, là où l'on devrait trouver des cavités, il n'y a que du tissu nerveux, des *digitations nerveuses* qui contiennent les prolongements du faisceau hypothalamo-hypophysaire (fig. 23). En regard de l'infundibulum (fig. 8, 22), des diverticules peuvent accompagner les digitations nerveuses sur une distance très courte dans le lobe. Mais on ne peut pas les considérer comme des récessus hypophysaires véritables.

Parmi les cavités folliculaires rencontrées occasionnellement dans le lobe, il faut distinguer celles qui appartiennent à des « parties isolées » de la queue du lobe antérieur, fréquentes autour de son insertion, et les *cystes* ordinaires qui apparaissent dans tout le lobe. Ceux-ci ont la valeur de néoformations. On les trouve, en effet, surtout chez certains

adultes, et il faut peut-être y voir le résultat d'une activité physiologique intense (femelles en ponte, etc.). Les cystes à colloïde ont des dimensions réduites; ils occupent à peine la hauteur de la couche de cellules intermédiaires dans laquelle ils sont apparus.

c) *Lobe ventral*

Comme le lobe antérieur, le lobe ventral est une grande vésicule plissée, dans laquelle la structure est bifaciale : l'une des faces porte le revêtement conjonctivo-vasculaire, l'autre donne sur une cavité diverticulée contenant une substance colloïde. Chez l'adulte, en ouvrant le lobe par sa face dorsale, on aperçoit de nombreux *plis longitudinaux* arrondis, turgescents, qui occupent le fond du lobe, c'est-à-dire portés par sa face ventrale.

Les plis de la région centrale du lobe sont moins réguliers que ceux des bras latéraux. Ils s'arrêtent sur les parois, antérieure et postérieure, avant d'atteindre la paroi dorsale, qui reste simple et ne montre que des rides peu accentuées. Outre ce plissement général, il existe de nombreuses invaginations en forme de *cryptes,* formant avec les sillons séparant les plis un système de cavités compliqué. La cavité centrale contient une masse importante de colloïde, solidifiée par le mélange fixateur. On peut l'extraire facilement. Cette masse subit probablement une contraction au moment de la fixation, car elle porte l'empreinte des plis et doit mouler la cavité *in vivo.*

Dans les bras du lobe ventral, les plis affectent toute la paroi, découpant la cavité en une série de chambres qui ne communiquent plus entre elles que par des orifices étroits (fig. 96).

Contrairement au lobe antérieur, le lobe ventral ne se subdivise pas en plusieurs régions pouvant avoir des significations physiologiques différentes. Il importe cependant de signaler que, sur des coupes histologiques, il est parfaitement possible de retrouver et de suivre la *bandelette axiale* mentionnée dans le lobe antérieur. Cette bandelette semble le plus souvent se bifurquer, en arrière du point de contact entre le lobe et le pédoncule interhypophysaire. Sur une courte distance, dans la paroi dorsale du lobe, on peut suivre une ou deux bandelettes minuscules formées de petites cellules d'aspect très caractéristique. Elles sont souvent repliées légèrement en forme de gouttière à concavité interne. Puis il devient impossible de les repérer à coup sûr; mais il semble bien que leur position devienne ensuite plus ventrale, après passage dans la paroi postérieure du lobe, et que ce tissu axial particulier puisse se retrouver dans les grands plis ventraux.

La bandelette axiale est donc une formation commune du lobe antérieur et du lobe ventral. Bien qu'il ne s'agisse que d'une partie extrêmement réduite de la glande, qu'aucun auteur ne semble avoir jamais reconnue, elle présente un intérêt morphologique assez grand. On peut en effet remarquer grâce à elle plusieurs particularités anatomiques, qu'elle souligne d'une manière bien concrète :

1) le lobe antérieur est strictement impair, tandis que le lobe ventral

a une structure nettement paire; la bifurcation de la bandelette est en rapport avec la scissure médiane antérieure du lobe;

2) le pédoncule interhypophysaire est bien en relation avec la bandelette axiale; c'est par lui qu'elle passe d'un lobe à l'autre;

3) enfin, il est curieux que la bandelette axiale soit logée dans la paroi ventrale du lobe antérieur et fasse ensuite partie de la paroi dorsale du lobe ventral.

B - DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

L'embryon de Sélacien fait partie du matériel classique en Embryologie, et le développement de son hypophyse est bien connu, grâce aux travaux de Sterzi (1912), Woerdeman (1914), Baumgartner (1915) et Von Hallerstein (1924).

Van de Kamer et Schuurmans (1953) ont montré que la partie aborale de la poche de Rathke fusionne avec l'ébauche du sac vasculaire (le processus infundibulaire), avec formation d'un massif cellulaire mixte, dans lequel les cellules provenant des deux ébauches sont mêlées. C'est l'origine du lobe neuro-intermédiaire. Le tractus nerveux pénètre dans l'ébauche vers le stade 40 mm. Cependant, il semble raisonnable d'admettre que toutes les cellules glandulaires dérivent de la poche de Rathke.

Au stade 25 mm, une coupe sagittale montre l'ébauche hypophysaire appliquée contre la lame post-optique par sa paroi antérieure, concave. La paroi antérieure est très épaisse, tandis que la paroi postérieure et plus particulièrement le centre de cette dernière sont minces. L'ébauche de la tête du lobe antérieur se présente sous la forme d'un petit diverticule antérieur, en avant du canal hypophysaire. Celle du lobe ventral est perceptible comme un repli postérieur, marquant la limite inférieure de l'ébauche neuro-intermédiaire. Sur une reconstruction graphique (fig. 26), dans laquelle on voit l'hypophyse par sa face postérieure, ces deux dernières ébauches manifestent déjà leur tendance à se développer transversalement. Le futur lobe ventral apparaît ici comme un territoire triangulaire. Ses bras se différencient au niveau des deux angles supérieurs du triangle, dans le repli déjà signalé, le long de la veine hypophysaire. Il faut remarquer combien est constante et précoce l'association de ce lobe avec le système vasculaire rétrohypophysaire. Les bras du lobe ont été considérés par certains auteurs comme des « lobes latéraux » de l'ébauche hypophysaire et homologués à ceux qui, chez les autres Vertébrés, sont à l'origine de la *pars tuberalis.* Le lobe ventral, d'après cette conception, serait une sorte de lobe tubéral qui, au lieu de gagner la face inférieure de l'hypothalamus, irait se loger au contraire dans le fond de la fosse pituitaire. Né du repli situé à la limite de l'ébauche neuro-intermédiaire, le lobe ventral s'isole de la portion juxta-neurale par un processus qui ne laisse subsister, au stade 50 mm, qu'un fin pédoncule inséré en avant de la queue du lobe antérieur, près de la constriction qui, déjà, la sépare de la tête.

Dès le stade 25 mm, l'ébauche du lobe neuro-intermédiaire (fig. 26) commence à s'étirer transversalement, dans la même direction que le sac vasculaire. Largement ouverte sur le reste de la poche, elle esquisse pourtant un rapprochement de ses parois latérales qui se poursuivra

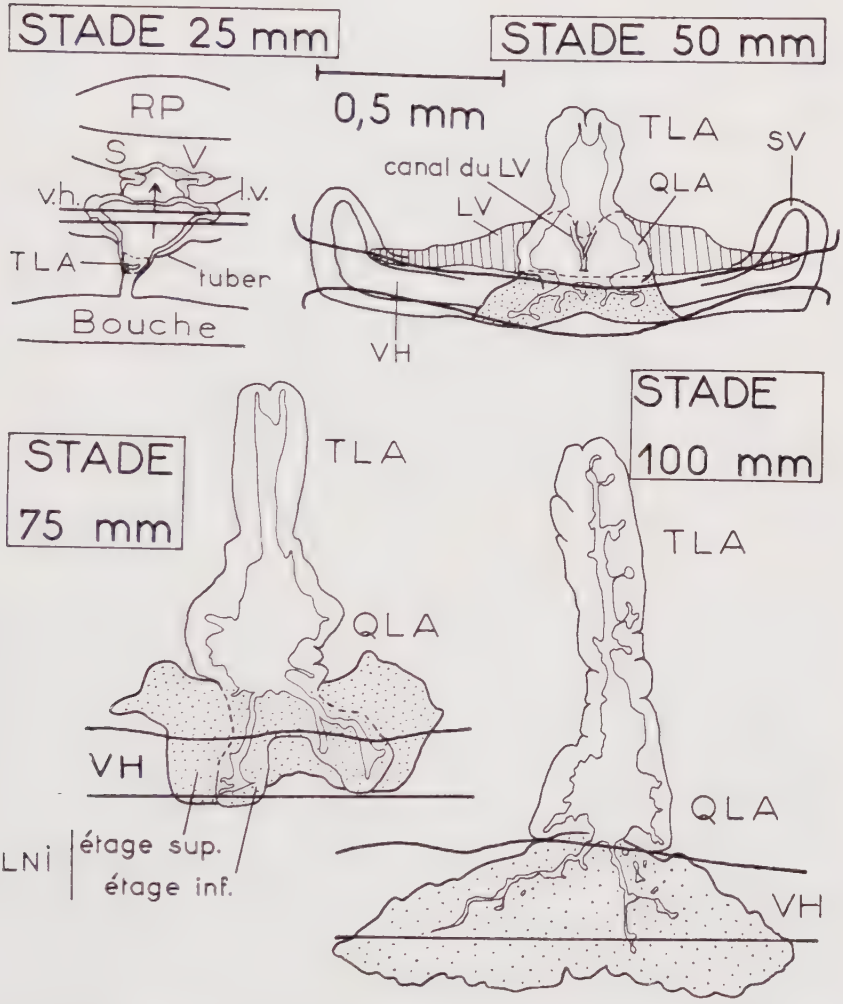


Fig. 26 - Développement de l hypophyse. - Quatre reconstructions à la même échelle. - La veine hypophysaire a servi d'origine (VH). - Le plan de projection est frontal pour les embryons de 50, 75, et 100 mm, transversal pour celui de 25 mm (vu de l'arrière). - Le stade 50 mm, où figurent, en vue dorsale, le lobe ventral (hachures) et le sac vasculaire (SV), est une reconstruction remaniée de manière à redonner à la veine sa forme arquée normale. - En pointillé : lobe neuro-intermédiaire.

durant toute la vie embryonnaire, jusqu'à la séparation d'avec le lobe antérieur. Deux diverticules transverses, dont la lumière est écrasée, confèrent à cette région une structure paire, qui persiste chez l'adulte.

Durant les stades 25 à 100 mm, on assiste à une sorte de conflit entre les deux diverticules, qui tendent à persister tandis que le lobe neuro-intermédiaire définitif se constitue par remaniement de l'ébauche, avec perte de la structure bifaciale primitive.

Au stade 50 mm, chacun des diverticules s'est ramifié et s'étend librement dans toute la partie de l'ébauche située du même côté, malgré la présence du massif cellulaire dorsal mixte, dans lequel des cellules intermédiaires sont différenciées dès le stade 60 mm, avec leur sécrétat acidophile propre.

Au stade 75 mm, les cellules intermédiaires sont localisées dans l'étage supérieur de l'ébauche, dans lequel s'introduisent les premières cloisons conjonctives et les premiers capillaires. Les diverticules postérieurs sont alors refoulés, avec le tissu indifférencié, dans l'étage inférieur de l'ébauche. On observe dans leur paroi de nombreuses mitoses, ce qui indique que les cavités, loin de se réduire, croissent en même temps que tout l'organe.

Au stade 100 mm, les cavités occupent encore une place considérable, mais leur calibre diminue fortement. Certaines branches se trouvent isolées par étranglement; leur aspect histologique laisse à penser qu'elles ne vont pas tarder à disparaître. En effet, le tissu qui les environne a maintenant acquis, lui aussi, la différenciation sécrétoire, et va se trouver remanié. En dépit de la persistance d'une communication entre le lobe neuro-intermédiaire et le lobe antérieur, leurs structures histologiques sont nettement différentes. La communication subsiste, nous l'avons vu, même chez l'adulte, et l'étranglement entre les deux lobes ne se complétera pas, laissant subsister une boutonnière comblée par le parenchyme intermédiaire. De ce fait, les cavités du lobe antérieur pourront être regardées, au moins théoriquement, comme l'équivalent de la fente hypophysaire des Vertébrés supérieurs.

Le lobe ventral acquiert sa forme définitive très tôt, au stade 50 mm. Mais il persiste sous la forme d'une vésicule épithéliale à paroi mince et non plissée jusqu'à la période précédant l'acquisition de la maturité sexuelle (roussettes de Wimereux : 58 cm de long, au maximum). Chez les mâles, le lobe ventral peut rester simple, même à la maturité, et l'on remarque dans ce sexe que l'hypophyse est généralement moins développée.

La queue et la tête du lobe antérieur sont bien distinctes dès les premiers stades. En avant, les tubules glandulaires apparaissent en deux rangées régulières (fig. 27). Ceux de la queue du lobe se différencient sur les bords latéraux, laissant la face ventrale libre, avec son éventail de capillaires qui convergent vers la sortie veineuse.

La morphologie définitive de l'hypophyse de la Roussette est d'une lente acquisition. Nous avons vu combien le remaniement donnant naissance au lobe neuro-intermédiaire est laborieux. Combien la séparation

entre celui-ci et le lobe antérieur est fruste. Il faut préciser enfin que les rapports définitifs entre les différents lobes de l'hypophyse, et entre celle-ci et l'hypothalamus, ne se réalisent que très progressivement. Il n'y a pas de place disponible autour de l'encéphale chez l'embryon,

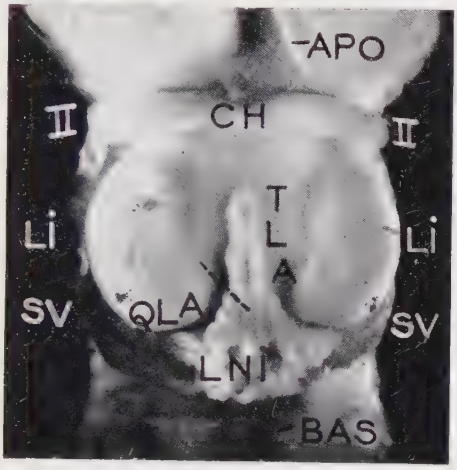


Fig. 27 - Roussette de 19 cm de long (N° 66). Type d'hypophyse non encore étirée.

dont l'hypophyse est d'ailleurs difficile à disséquer. Le lobe neuro-intermédiaire est resserré, en compagnie du sac vasculaire, entre le plancher cranien, les lobes inférieurs et le tronc cérébral. La forme compacte de l'hypophyse subsiste encore au stade 20 cm. Puis, l'encéphale devient largement retardataire dans la croissance générale de la tête et se trouve ainsi rapidement entouré d'espaces méningés considérables. Fixée au crâne par son ligament, l'hypophyse subit à ce moment-là une *traction* de la part de l'hypothalamus. *L'étirement qui en résulte a des conséquences importantes* pour la position de la queue du lobe antérieur, dont l'extrémité postérieure se trouve déplacée sous le lobe neuro-intermédiaire, vers l'arrière. Dans le même temps, la tige pituitaire s'allonge. La déformation atteint aussi le lobe neuro-intermédiaire.

4) CENTRES ET VOIES DE L'HYPOTHALAMUS

Etudions une série de coupes transversales dans l'hypothalamus de la Roussette (fig. 10-24). Il n'y a pas de limite nette entre l'hypothalamus et le thalamus, et ses frontières antérieures et postérieures sont purement conventionnelles.

A - HYPOTHALAMUS ANTÉRIEUR

L'hypothalamus antérieur est la région entourant le récessus préoptique. La coupe la plus craniale (fig. 10) passe entre ce récessus et la vaste zone commissurale ventrale dite « commissure blanche antérieure », qui correspond ici, entre autre, à l'entrecroisement d'une partie des fibres du tractus strio-hypothalamique. La lame terminale est creusée d'un sillon qui s'approfondit d'arrière en avant, séparant les deux pédoncules du télencéphale. Dorsalement, on observe le velum. L'avant du noyau neurosécrétoire préoptique apparaît en haut, autour de *veinules longitudinales sous-épendymaires* que l'on retrouve jusqu'au niveau du tubercule impair (elles sont encore visibles sur la coupe 17) et qui marquent à peu près la limite supérieure de l'hypothalamus. De nombreux trajets neurosécrétoires, quittant le noyau vers l'avant, sont localisés dans le neuropile sous-épendymaire *(croix)*.

Dans les parois latérales et dans la paroi ventrale du 3e ventricule, des péricaryons sont disséminés, en assez grand nombre. Un second groupe de neurones se tient dans la partie moyenne et à l'extérieur de l'arc que dessinent les faisceaux myélinisés dans chacun des pédoncules. Ces noyaux font plutôt partie du télencéphale. Les faisceaux sont au nombre de trois de chaque côté. Sous la surface extérieure du cerveau cheminent les deux *tractus du pallium (Mantelbündel),* de section fusiforme, compacts. L'arc de fibres myélinisées disposées plus à l'intérieur comprend deux faisceaux. A la partie supérieure, un groupe de fibres appuyé sur les arêtes dorsales annonçant l'épithalamus constitue le *faisceau olfacto-habénulaire.* Le reste de l'arc est formé des fibres du *faisceau olfactif basal,* très hétérogène (MFB, *medial forebrain bundle* des auteurs anglo-saxons).

Dans la figure 11, le noyau préoptique magnocellulaire occupe entièrement les parois latérales du ventricule. Les trajets neurosécrétoires passent entre la couche des neurones glandulaires et la membrane épendymaire. On note que le noyau ne descend pas dans les parois du récessus préoptique, ici sectionné entièrement. La crête longitudinale du récessus est parcourue par des fibres amyéliniques, dont nous n'avons pas pu préciser la destination, et par quelques fibres myélinisées, qui l'empruntent pour gagner le télencéphale. Des fibres nerveuses fines quittent le noyau du récessus pour se rendre dans les régions latérales. Enfin, on trouve dans l'épaisseur des pédoncules du télencéphale des cellules dispersées qui semblent bien correspondre à la « partie parvocellulaire du noyau préoptique » de Mazzi, quoique ces éléments n'aient rien de commun avec les neurones neurosécrétoires.

Dans les figures 12, 13 et 14 on retrouve les mêmes constituants de l'hypothalamus. Les bandelettes optiques passent entre les tractus du pallium (sauf un fascicule d'un côté) et le faisceau olfactif basal. Dans cette région de l'encéphale, on peut suivre les fibres que nous avons décrites dans la crête préoptique. Ce petit faisceau passe sous le chiasma optique et s'y amenuise en allant vers l'arrière. On voit les

fibres myélinisées se mêler aux fibres optiques. D'autre part, outre les fibres traversant la membrane obturant le récessus préoptique, il existe un petit contingent qui remonte en avant du chiasma et le contourne (cf. aussi fig. 9) pour gagner l'hypothalamus postérieur, dans lequel nous n'avons pas pu les suivre longuement. Il existe donc chez la Roussette un système comparable à celui qui a été décrit chez les Mammifères sous les noms de « *voie rétino-hypothalamique* », « voie opto-tangentielle », etc... et il est permis de penser que des informations recueillies par les yeux peuvent être transmises par lui vers l'hypophyse, comme cela a été suggéré pour d'autres Vertébrés.

B - HYPOTHALAMUS POSTÉRIEUR

En arrière du chiasma, on voit apparaître les deux noyaux ventraux de Haller, ou *noyaux médians*, contigus. A travers eux passent de nombreuses *fibres commissurales*, dispersées, et des *fibres d'association*, orientées en tous sens. Toujours en position superficielle, les tractus du pallium se tiennent dans les parois latérales avant de se terminer, sans modification d'altitude, dans la paroi externe des lobes inférieurs (en arrière de la coupe, fig. 16). Seules quelques fibres poursuivent leur route vers l'arrière sans passer par la *décussation* derrière le chiasma (fig. 15). Plus haut, on observe au même niveau la *commissure transverse*, ou commissure post-optique, peu compacte, dont les fibres proviennent de régions mal déterminées du tectum. Cette commissure, dont les fibres accompagnent les bandelettes optiques sur leur face postérieure, est comparable à la commissure de Gudden de l'Homme.

La portion dorsale de l'hypothalamus est occupée presque entièrement par un ensemble de tractus dirigés, en gros, dans le sens longitudinal, et parmi lesquels on distingue surtout le faisceau olfactif basal. Parmi les fibres, des cellules variées représentent le « *noyau diffus du thalamus* » de Haller, dans lequel on ne peut pas distinguer ce qui revient à l'hypothalamus et au thalamus. C'est dans le prolongement de ce noyau complexe que se situent les centres du *tubercule postérieur*, dans lesquels se termine en grande partie le faisceau olfactif basal (fig. 8-9). Du tubercule postérieur, on passe d'une manière continue aux noyaux et aux faisceaux de la zone ventrale du tronc cérébral. Nous n'avons pas tenté d'établir des subdivisions dans ce système compliqué. Contentons-nous de souligner que les structures hypothalamiques ventrales, que nous allons étudier maintenant, peuvent en être distinguées très nettement. Elles constituent précisément ce qu'Edinger appelait la *pars infundibularis*, la *région infundibulaire*.

Les noyaux de la *pars infundibularis* sont peu nombreux et bien distincts. Les noyaux médians remplissent toute la *lame post-optique* (fig. 15-18 et fig. 8-9). Leurs éléments sont dispersés en profondeur, tandis que les autres noyaux sont sous-épendymaires. Au-dessus et en arrière de la commissure transverse, la région proximale de l'infundibulum est tapissée de petites cellules disposées en plages, qui corres-

pondent à la *Ganglienzellschicht,* au *nucleus strati grisei* et au *ganglion interne du thalamus* des anciens auteurs. Nous l'appellerons *noyau sous-épendymaire.* Après une interruption sous la partie moyenne de l'infundibulum, cette couche ganglionnaire réapparaît plus en arrière et forme alors un noyau qui semble avoir échappé aux auteurs, le *noyau du tuber* (NT, fig. 18-20 et fig. 8-9). Composé de petites cellules serrées les unes contre les autres, en une couche dont l'épaisseur augmente progressivement, ce noyau s'étend jusqu'à la tige pituitaire et remonte sur les faces latérales de l'infundibulum, jusqu'aux *tractus du sac vasculaire,* qui le séparent du *noyau du lobe postérieur* (fig. 20). Formé d'une seule couche de cellules en avant, il en compte cinq ou six en arrière, sous le ressaut de la lame post-optique. Il se rapproche finalement de la membrane épendymaire au voisinage de la tige et fusionne avec l'épithélium du sac vasculaire.

Les lobes inférieurs ne contiennent qu'un seul noyau chacun, du type sous-épendymaire. Il tapisse la face médiale et la face inférieure du récessus du lobe d'une couche très serrée de neurones, plus grands que ceux des noyaux précédents. Ces péricaryons sont tellement rapprochés de l'épithélium épendymaire que celui-ci dessine des festons, dans lesquels les cellules ganglionnaires sont groupées en paquets séparés par les prolongements des cellules névrogliques. Au niveau des parois externes, la couche cellulaire devient progressivement moins dense et s'écarte peu à peu du récessus. Dans la région dorsale, le noyau dispose d'une épaisseur plus grande dans la paroi de l'hypothalamus et se dilate; c'est ce que Haller appelait : *Vereinigungsgebiet der Lobi inferiori.* Ce terme indique probablement que l'auteur envisageait le tubercule postérieur comme résultant simplement d'une coalescence de ces noyaux, qui entrent en contact avec le noyau diffus (fig. 17). Mais nous pensons qu'il n'en est rien, car les neurones des lobes inférieurs se distinguent bien des éléments situés plus haut et les deux noyaux des lobes inférieurs ne fusionnent pas.

Dans la paroi ventrale et antérieure du tubercule impair, on rencontre encore quelques plages appartenant au noyau sous-épendymaire (fig. 8-9). En dehors de la zone nucléaire dont nous avons parlé plus haut, cette région dorsale de l'hypothalamus contient, suivant les descriptions classiques, le *noyau du sac vasculaire.* On observe, en effet, dans la décussation massive des fibres issues du sac, décussation de fibres amyéliniques très fines occupant la protubérance dite *tubercule inférieur,* des neurones dispersés. Ces cellules ont un aspect particulier : elles sont arrondies, leur cytoplasme est clair. Mais on peut trouver des péricaryons semblables dans le thalamus. D'autre part, de nombreux groupes de fibres amyéliniques se dispersent, après la décussation, en direction du thalamus et du mésencéphale. Des preuves concrètes de l'existence d'un ganglion du sac vasculaire font défaut. Il faudrait savoir si des fibres du sac se terminent sur ces cellules.

Une couche de cellules ganglionnaires très serrées, directement placées sous l'épithélium épendymaire, constitue le *noyau du lobe postérieur* de l'hypothalamus (fig. 8).

C - VOIES NERVEUSES DE LA PARS INFUNDIBULARIS

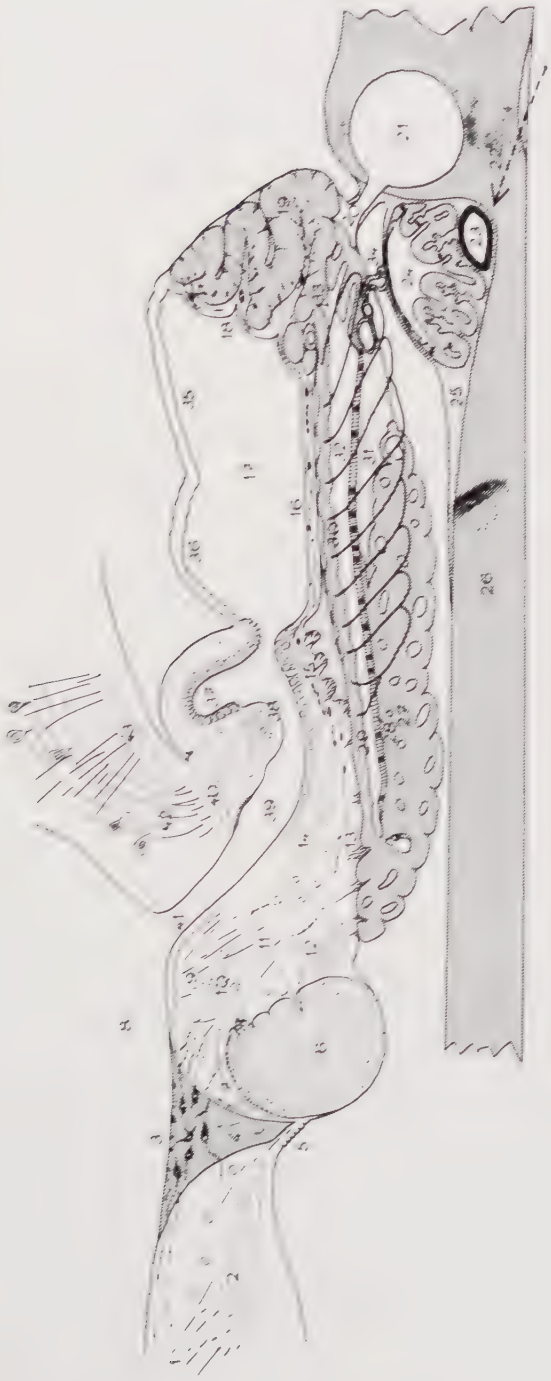
En dehors du tractus du pallium, qui aborde les noyaux des lobes inférieurs par l'avant, ces derniers reçoivent ou émettent des fibres myélinisées sur toute leur longueur. D'après Ariëns Kappers, il s'agirait de *tractus thalamo-* et *mésencéphalo-lobaires,* d'une part, *lobo-cérébelleux* et *lobo-pédonculaires,* d'autre part. Nous n'avons pas étudié ces voies en détail. Notons seulement que leur accès aux lobes et leur départ ont lieu, soit du côté externe, soit du côté interne, par la région sous-épendymaire de *l'aditus ad infundibulum.* Dans ce dernier cas, à côté des fibres traversant la commissure transverse, nous observons un tractus qui est considéré comme *octavo-hypothalamique* (fig. 17).

Des fibres myélinisées se rencontrent à l'état diffus dans le neuropile dense des lobes inférieurs et du lobe postérieur. Celles qui franchissent la ligne médiane sous l'infundibulum ont une origine mieux définie. Elles forment la *commissure pré-infundibulaire,* étirée sur une grande longueur au-dessus de la tête du lobe antérieur de l'hypophyse. Ces fibres sont assez nombreuses en avant, puis leur nombre décroît et on n'observe plus que de rares fibres isolées au voisinage de la tige pituitaire, sous le noyau du tuber. La commissure pré-infundibulaire unit les centres des deux lobes inférieurs. On peut la comparer au faisceau transverse du tuber de l'Homme.

Sous la commissure précédente, on voit apparaître un faisceau qui ne devient bien distinct que sous le noyau tubéral. C'est le faisceau hypothalamo-hypophysaire, déjà rencontré dans la tige hypophysaire. La présence de neurosécrétat Gomori-positif dans ces fibres prouve qu'elles proviennent du noyau préoptique, mais il est difficile de remonter ce *faisceau préoptico-hypophysaire* dans la partie post-chiasmatique, où il subit comme une éclipse. On est surpris de constater qu'il contient, à côté de nombreuses fibres amyéliniques, un certain nombre de fibres entourées d'une forte gaine de myéline, également neurosécrétoires. Aucune fibre myélinisée n'a pu être décelée au départ du faisceau, juste en arrière du noyau, ni d'ailleurs parmi celles qui se dirigent vers l'avant. On peut donc supposer que la gaine de myéline peut n'apparaître, sur une telle fibre nerveuse, qu'en fin de trajet. Nous reprendrons l'étude de ce système dans un chapitre spécial.

Fig. 28 - *Diagramme de l'hypothalamus et de l'hypophyse de la Roussette*

1 fibres d'origine striate venant se croiser dans la commissure blanche antérieure
2 commissure blanche ant. et fin du télencéphale
3 noyau neurosécréteur préoptique
4 récessus préoptique
5 lame obturante du récessus, avec plexus capillaire fin et fibres opto-télencéphaliques
6 chiasma optique
7 fibres opto-hypothalamiques
8 3e ventricule
9 noyau sous-épendymaire et arrivées de fibres d'origine télencéphalique
10 commissure transverse
11 noyau médian
12 décussation des tractus pallii
13 terminaisons neurosécrétoires préoptico-hypophysaires dans l'éminence antérieure
14 commissure pré-infundibulaire
15 éminence médiane postérieure, avec terminaisons glomérulaires et noyau du tuber
16 tige pituitaire
17 cavité du processus infundibulaire (infundibulum postérieur)
18 aire hypophysaire
19 couche de cellules intermédiaires, avec terminaisons juxta-cellulaires et juxta-capillaires
20 veine du ligament hypophysaire
21 veine hypophysaire, ou interorbitaire
22 passage (fenêtre hypophysaire) des carotides dans le crâne
23 section du chiasma carotidien
24 cavité du lobe ventral (la partie hachurée et les points noirs sont les constituants de la bandelette axiale, comme dans le lobe antérieur)
25 en pointillé, tissu fibreux de la fosse pituitaire
26 plancher crânien
27 tissu glandulaire de la TLA
28 bandelette axiale du lobe antérieur (les cellules neuronoïdes en noir)
29 lame tubérale
30 paroi dorsale, légèrement plissée, de la QLA
31 tissu fibreux de remplissage particulièrement abondant au défaut de la TLA
32 cavité axiale et (en surimpression) contour des plis latéraux de la QLA
33 hernie tissulaire du LNI dans la cavité du LA
34 pédoncule interhypophysaire
35 paroi dorsale du SV
36 diverticule dorsal du SV
37 récessus postérieur, avec ses cellules épendymaires particulières
38 tubercule postérieur, partie inférieure avec décussation des fibres issues du SV
39 infundibulum antérieur
40 centres du tubercule postérieur proprement dit
41 entrée dans l'infundibulum
42 fibres reliant l'hypothalamus dorsal postérieur au tronc cérébral, etc.
43 noyau interpédonculaire



5) COMPARAISONS AVEC D'AUTRES SÉLACIENS

Nous ferons une brève comparaison avec la Raie (fig. 29-38) et avec la Torpille (fig. 39-47).

A - RAJA CLAVATA

Vue par sa face ventrale, l'hypophyse de la Raie (fig. 29) montre des subdivisions qui correspondent à celles que nous avons décrites

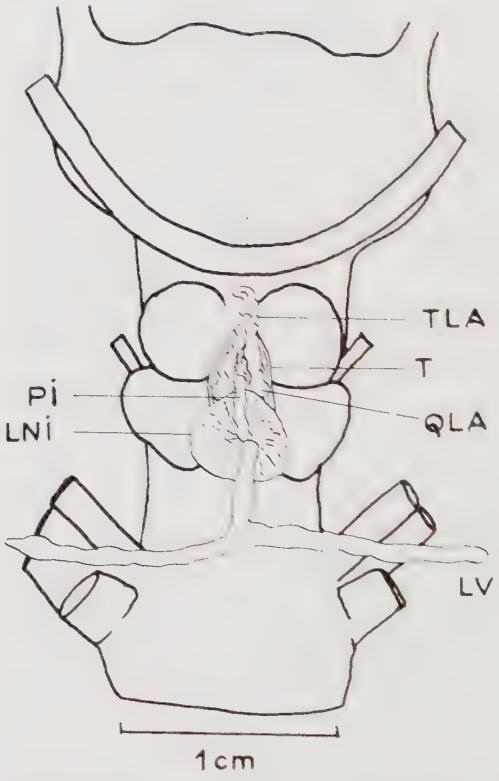


Fig. 29 - Aspect extérieur de l'hypophyse de la Raie *(Raja clavata)*.

chez la Roussette. La queue et la tête du lobe antérieur ne sont pas aussi distinctes, du moins chez l'adulte. Le pédoncule interhypophysaire est volumineux. Il passe sous le lobe neuro-intermédiaire et se trouve en parfaite continuité avec le lobe ventral. Celui-ci est allongé transversalement, étroit, simplement posé sur le plancher cranien le long de la veine hypophysaire. Sa dissection est facile. Une importante différence avec la Roussette concerne la tige pituitaire qui commence beaucoup plus en avant, au-dessus de la tête du lobe antérieur. On

peut le découvrir en rabattant le lobe vers l'arrière (fig. 30). On y distingue alors deux régions successives. En avant, de fines stries longitudinales, sans doute des vaisseaux, marquent la partie située entre les lobes inférieurs, au-dessus de la tête du lobe. En arrière, au-dessus de la queue du lobe, elle porte les empreintes transversales des plis de cette dernière. Latéralement, entre la tige et les diverticules latéraux du sac vasculaire, une zone de plis longitudinaux constitue l'autre partie de la tige. On trouve en effet les mêmes plis à la face interne

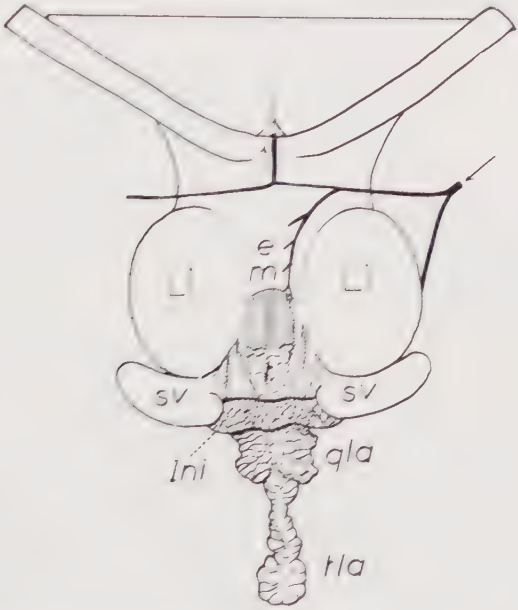


Fig. 30 - Aspect extérieur de l'éminence médiane (e. m.) et de la tige (t.) de la Raie, le lobe antérieur étant décollé et rabattu. - Vaisseaux principaux en noir.

(fig. 31). L'infundibulum ne se subdivise pas en deux chambres comme chez la Roussette, car le rebord postérieur de la lame postchiasmatique est situé beaucoup plus en avant. Il surplombe un petit *récessus postoptique*. Contre ce rebord arqué prennent appui plusieurs plis (ici quatre), qui diminuent et s'effacent en allant vers le lobe neuro-intermédiaire.

Sur des coupes transversales (fig. 32-38), on les voit apparaître successivement et on constate que c'est dans leur épaisseur que se localise le faisceau neurosécrétoire préoptico-hypophysaire, dont les fibres sont réunies en petits groupes. La commissure pré-infundibulaire, très importante, se continue curieusement dans la tige, que ses fibres les plus postérieures traversent (fig. 34-35) en s'introduisant dans le faible

espace compris entre le faisceau neurosécrétoire et l'épithélium épendymaire. Le trajet de ces fibres commissurales est augmenté considérablement à cause de la présence des plis. Après l'effacement de ces derniers (fig. 36), la région latérale de la tige apparaît, avec des vaisseaux bien développés. Elle fait passage au sac vasculaire. On retrouve donc les mêmes parties que chez la Roussette.

La structure hypophysaire est assez compliquée. Chez l'adulte, les cavités sont très réduites, alors que le jeune (RJ_1) possède un lobe

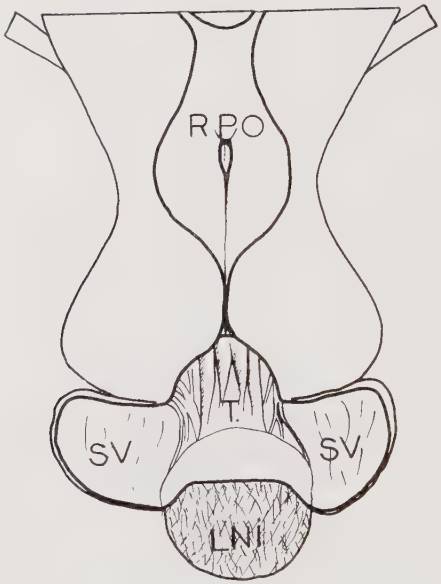
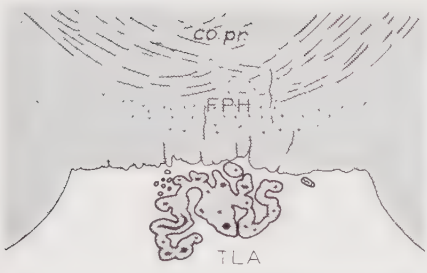


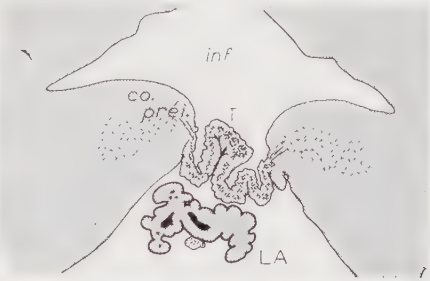
Fig. 31 - Extension ventrale des cavités hypothalamiques de la Raie, observée après section frontale dans l'hypothalamus. - Noter les plis de la tige (T), sur la face interne.

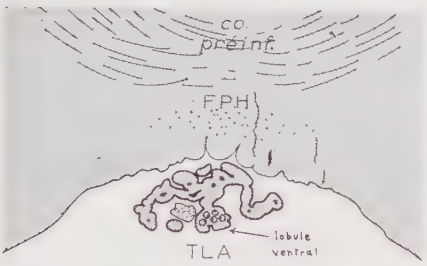
Fig. 32 Fig. 35
Fig. 33 Fig. 36
Fig. 34 Fig. 37

Fig. 38

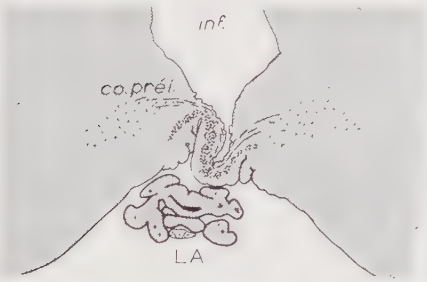
Série de coupes transversales dans l'hypophyse de la Raie (Raja clavata). - Les fibres transversales de la commissure pré-infundibulaire sont représentées (32 à 35). Les fibres longitudinales du FPH sont figurées par des points, qui marquent aussi certains vaisseaux importants. - Noter, dans la fig. 38, une artère directe (art.) du lobe neuro-intermédiaire, dont les branches forment une gerbe au centre du lobe; le pédoncule interhypophysaire se réduit à un tubule (PI), près des collecteurs veineux (v.) du lobe. Dans la fig. 33, lobule ventral médian avec « signet-cells ».


co.pr.
FPH
TLA

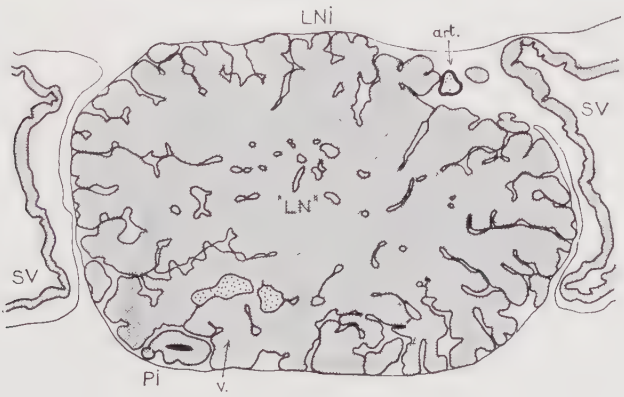

inf
co.
préi.
T
LA


co.
préinf.
FPH
TLA
lobule
ventral

inf.
T
LI
LI
QLA


inf.
co.préi.
LA

SV
T
SV
LNi
QLA


LNi
art.
SV
LN*
SV
Pi
v.

antérieur du même type que celui de la Roussette. La cavité axiale se trouve progressivement scindée en tronçons qui ne communiquent finalement plus entre eux, semble-t-il. On remarque cependant certaines ressemblances profondes avec *Scyliorhinus*. Ainsi, une gouttière ventrale logeant un gros vaisseau axial souligne la symétrie bilatérale (fig. 36-37) de la queue du lobe antérieur, alors que la tête possède des lobules impairs (fig. 33). Le lobe neuro-intermédiaire a une structure plus complexe. Sa périphérie est découpée par des cloisons conjonctives (fig. 38), tandis que son centre est percé par les branches d'une ou deux *artères directes*, non revêtues par les cellules intermédiaires, et constitue donc une sorte de *lobe nerveux*. De gros capillaires veineux ramènent le sang à proximité du pédoncule interhypophysaire, qui sert de support à la veine quittant le lobe. Il n'y a donc pas de ligament hypophysaire distinct. Le lobe ventral est massif.

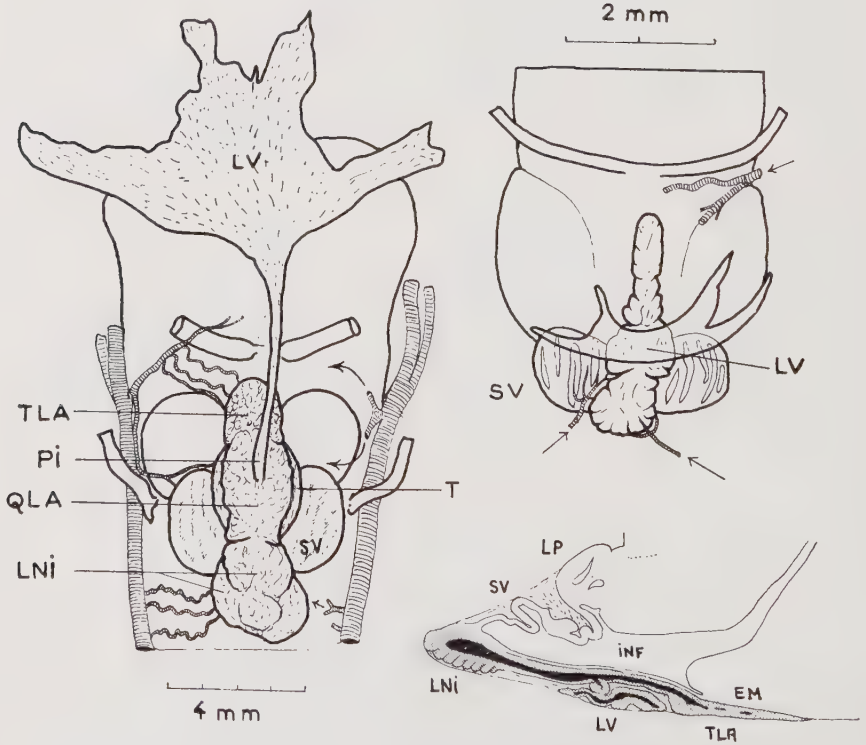


Fig. 39 - Aspect extérieur de l'hypophyse de la Torpille adulte. - Les principales artères sont représentées.

Fig. 40 - Aspect extérieur d'une hypophyse de fœtus de Torpille, long de 10 cm.

Fig. 41 - Coupe sagittale dans l'hypophyse d'un fœtus de 10 cm. - En noir : cavités. - En gris : adénohypophyse.

B - TORPEDO MARMORATA

L'hypophyse de la Torpille a une forme extrêmement surprenante, même pour un observateur habitué aux formes bizarres de l'hypophyse chez les Elasmobranches (fig. 39). Le lobe ventral, chez l'adulte, atteint des proportions considérables et se trouve placé loin en avant du chiasma optique, par suite du déplacement de la fenêtre hypophysaire au cours de la croissance. La forme du lobe varie beaucoup d'un individu à l'autre, mais on reconnaît constamment quatre prolongements volumineux. Le pédoncule interhypophysaire est persistant; il peut se réduire de place en place à du tissu fibreux, tissu d'ailleurs abondant autour de cette hypophyse. On arrive à peine à discerner, dans la masse oblongue qui constitue le reste de la glande, les trois régions : tête et queue du lobe antérieur, lobe neuro-intermédiaire. Un examen

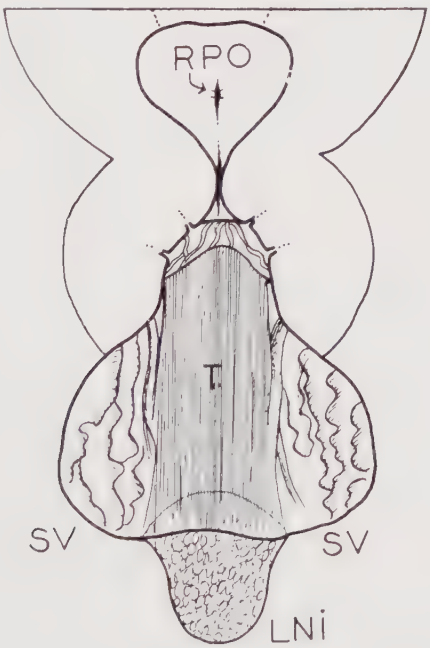


Fig. 42 - Préparation semblable à celle de la fig. 31, mais chez une Torpille adulte; noter la présence d'un bourrelet transversal en avant de la tige (T).

anatomique et histologique approfondi conclut cependant à leur présence.

Chez un embryon de 10 cm de long (fig. 40), le lobe ventral se trouve encore en position « normale ». La structure de la glande est très simple. Une coupe sagittale (fig. 41) permet d'observer une cavité in-

terne encore intacte, dans tous les lobes, alors qu'elle se résout chez l'adulte en une multitude de petites chambres arrondies, remplies de colloïde. On remarquera que la tige pituitaire est très longue, comme chez *Raja clavata*, et que le récessus post-optique existe aussi chez la Torpille.

Vu par la face interne (fig. 42), l'infundibulum se présente comme chez la Raie, mais avec un plancher beaucoup plus mince. La tige est en effet d'une minceur telle, qu'il est difficile de ne pas la déchirer en disséquant le lobe antérieur. Une série de capillaires très fins, dirigés vers le lobe neuro-intermédiaire, la parcourent. Leur point de départ est situé sous un *bourrelet transversal* barrant le fond de l'infundibulum. Richement vascularisé, ce bourrelet très spécial semble n'exister que chez certains individus, peut-être les plus âgés. Notre matériel n'était pas assez abondant pour que nous puissions déterminer la signi-

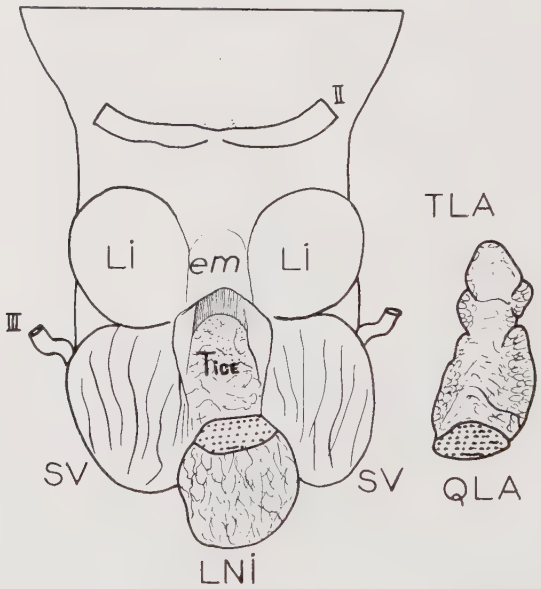
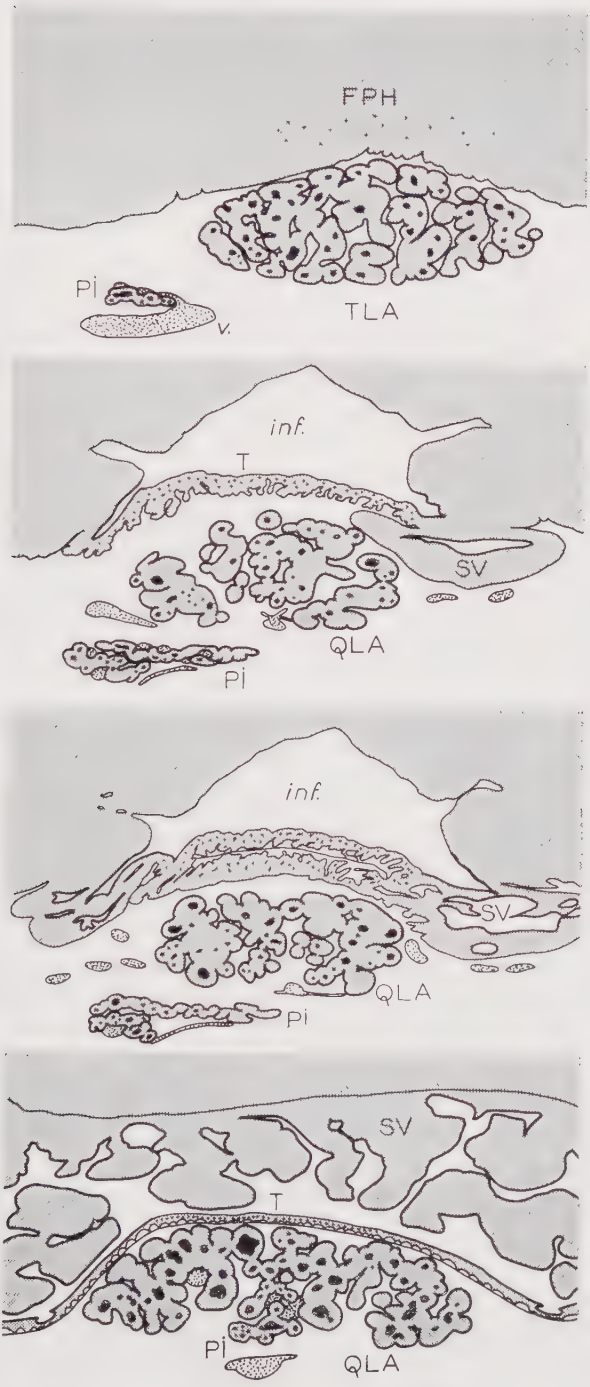


Fig. 43 - Préparation semblable à celle de la fig. 30, mais chez une Torpille adulte; explications dans le texte.

fication de cet organe. D'autre part, on notera que la paroi du sac vasculaire est fortement plissée dans le sens de la longueur.

Après l'ablation du lobe antérieur (fig. 43), on observe dans la tige

Fig. 44 à 47. - *Série de coupes transversales dans l'hypophyse de la Torpille (Torpedo marmorata).* - En noir : cavités hypophysaires. - En pointillé : vaisseaux, dont le grand collecteur axial longeant le PI.


FPH
Pi
v.
TLA
inf.
T
SV
QLA
Pi
inf.
SV
QLA
Pi
SV
T
Pi
QLA

pituitaire une série de subdivisions longitudinales, comme chez la Raie. Sa limite antérieure se situe pourtant moins loin vers l'avant, entre les extrémités postérieures des lobes inférieurs. Entre ceux-ci, la dépression très nettement visible n'est qu'une empreinte de la tête du lobe antérieur. Le premier segment de la tige, très court, est caractérisé comme chez la Raie par des stries vasculaires longitudinales. Dans le second, ces stries se trouvent masquées par les rides que dessine l'empreinte de la queue du lobe antérieur. La région latérale de la tige est plus étroite que chez la Raie.

Une série de coupes transversales (fig, 44-47) montre que la structure hypophysaire de l'adulte est encore plus modifiée par rapport à celle de l'embryon que chez la Raie. Chez les jeunes torpilles, on trouve encore une cavité axiale dans le lobe neuro-intermédiaire. Le remaniement n'y procède pas, comme chez la Roussette, uniquement à partir de la région dorsale, mais de toute la périphie de la glande. La lecture de la série des coupes est plus aisée en partant de l'arrière. Dans la fig. 47, la section passe à travers la queue du lobe antérieur, au point de départ du pédoncule interhypophysaire, lui-même de structure folliculaire comme le lobe. Des conduits veineux sont visibles à proximité. La tige est finement festonnée du côté ventral, creusée de rainures contenant de *fins vaisseaux* disposés côte à côte. Le diamètre de ces vaisseaux augmente vers les côtés. Les premières cryptes du sac vasculaire apparaissent. Les trajets neurosécrétoires sont rassemblés *(pointillé)* au centre de la tige, où ils forment une nappe extrêmement mince. Au-dessus, on aperçoit les villosités de la paroi dorsale du sac.

La coupe de la fig. 46 passe à travers le bourrelet vasculaire déjà signalé et à travers le début des récessus latéraux de la tige, sous les lobes inférieurs dont les récessus sont très réduits. Le bourrelet est formé de deux couches séparées par une nappe transversale de capillaires, qui se sont introduits dans la tige. La protubérance dorsale qui marque le commencement de la queue du lobe antérieur, comme chez *Scyliorhinus stellaris,* vient se loger (fig. 43) exactement en-dessous et en arrière de ce bourrelet, dont le système vasculaire pourrait donc représenter un équivalent des glomérules. Plus en avant (fig. 45), la tige se continue sur une distance très courte, jusqu'au contact du récessus post-optique. A cet endroit, elle est plus étroite et plus épaisse, mais encore bien vascularisée à sa face inférieure.

Au niveau de la tête du lobe antérieur (fig. 44), dont les follicules sont plus serrés et les cavités un peu plus petites, le pédoncule interhypophysaire devient plus mince. Un gros collecteur veineux l'accompagne. La commissure pré-infundibulaire est très développée dans cette espèce.

II. VASCULARISATION DE L'HYPOTHALAMUS ET DE L'HYPOPHYSE.

Les constituants vasculaires du système hypothalamo-hypophysaire

1) ARTÈRES

A - BRANCHES DES ARTÈRES CAROTIDES ET CÉRÉBRALES

Les figures 48 et 49 montrent les principaux vaisseaux de la région qui entoure le lobe ventral. Les *artères carotides internes* vont l'une au-devant de l'autre sur la face inférieure du plancher cranien. Arrivées près de la *veine hypophysaire*, elles s'infléchissent vers l'avant,

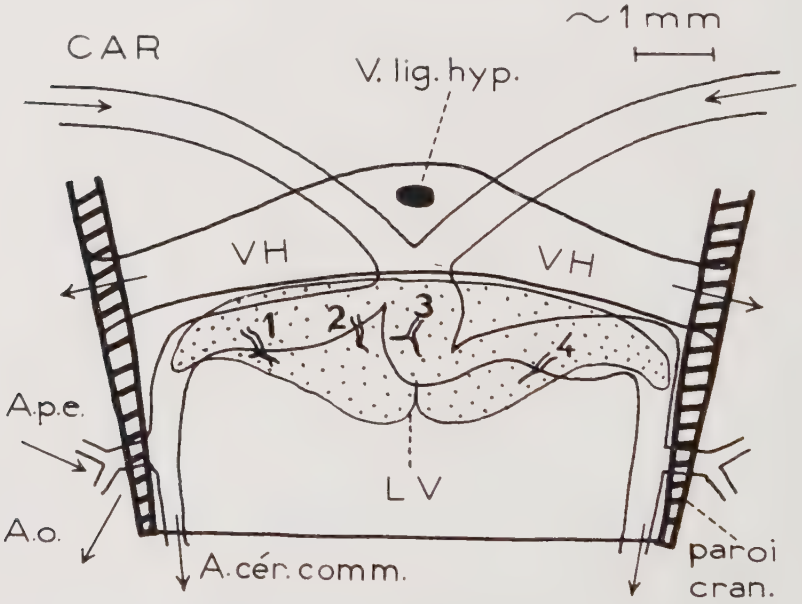


Fig. 48 - *Chiasma carotidien et irrigation du lobe ventral* (schéma). - V. lig. hyp. = veine du ligament hypophysaire; 1, 2, 3, 4 = artérioles du lobe; A. p. e. = artère pseudobranchiale efférente; A. o. = artère ophtalmique; A. cér. comm. = artère cérébrale commune. - Noter l'existence d'un reste impair du sinus céphalique au niveau de l'anastomose artérielle.

puis fusionnent. Le court canal qui résulte de cette anastomose traverse la *fenêtre hypophysaire*, oblique, pour atteindre la face interne du cartilage cranien juste en avant de la veine. Là, il se bifurque en deux *artères cérébrales communes* dilatées.

Ainsi se réalise donc l'image d'un faux croisement, dénommé « *chiasma carotidien* », qui pourrait d'ailleurs être un croisement véritable chez certaines espèces, d'après Hyrtl *(Raja clavata).*

Les artères cérébrales communes décrivent à leur sortie du chiasma des *boucles* qui sont d'une forme très constante, mais différente pour chacune d'elles. Celle de gauche, comme de nombreuses observations *in vivo* nous l'ont montré, est toujours la plus développée, la plus dilatée. Elle est insérée dans le cartilage vers l'avant et vers le bas. Après être revenue au contact de la veine hypophysaire, l'artère remonte le long de la face postérieure du lobe ventral pour gagner la paroi latérale du crâne. A ce niveau, elle donne l'*artère ophtalmique,* qui traverse la paroi cartilagineuse avant de recevoir son affluent, l'*artère pseudobranchiale efférente.* L'autre boucle, à droite, est souvent à peine dessinée, n'est pas dilatée, et se trouve immédiatement rejetée par sa voisine en dehors du plan sagittal. Cette dernière a une valeur morphologique particulière : elle représente sans doute le reste du *sinus céphalique* de l'embryon.

Avant de suivre les artères cérébrales communes dans leur course vers l'encéphale, il faut souligner que leur passage le long du lobe ventral ou, si l'on préfère, la tendance que manifeste ce lobe à s'appliquer sur elles chez les Elasmobranches les plus divers, n'est pas une relation anatomique fortuite. Ces artères envoient en effet dans le lobe une *série d'artérioles* (environ 4 ou 5 chez *Scyliorhinus caniculus)* (fig. 48). Nous les avons disséquées et dénombrées aussi bien sur des préparations injectées que dans des séries de coupes sagittales. Elles sont très petites. A leur point de départ, une *valvule* contrôle l'accès du sang à l'intérieur. Assez régulièrement échelonnées le long du lobe, elles pénètrent dans ses plis ventraux. Elles peuvent donner naissance à quelques ramifications avant de se capillariser.

Dans leur course vers l'avant, les artères cérébrales communes donnent d'abord chacune une *artère optique* (fig. 5), qui va rejoindre le nerf optique et irriguer la rétine. Puis elles se bifurquent en deux gros troncs à la hauteur de l'extrémité antérieure des lobes inférieurs (fig. 1-2). Le tronc antérieur, ou *artère cérébrale antérieure,* est orienté droit dans le prolongement de la cérébrale commune. Il se poursuit sur une grande longueur avant de donner des rameaux importants, qui irriguent le télencéphale. Le tronc postérieur ou, plutôt, supérieur, décrit un arc en se dirigeant vers la face inférieure du rhombencéphale. Là, il s'anastomose avec son homologue pour donner naissance à l'*artère basilaire,* qui se poursuit jusqu'à sa confluence avec l'*artère spinale.* De cette *artère cérébrale postérieure* partent des branches qui vont irriguer la région dorsale du diencéphale et la face antérieure des lobes optiques (*artère du tractus optique,* Hasegawa), le tectum (*artère tectale*), le cervelet (*artère cérébelleuse*), etc.

Les artères qui nous intéressent plus spécialement sont d'un diamètre moins important que les précédentes, d'où notre préférence pour la *nomenclature à deux cérébrales.* Elles partent non loin de la bifurcation

des cérébrales communes. Ce sont : l'*artère préoptique,* l'*artère hypothalamique inférieure* et l'*artère hypothalamique supérieure,* dont les territoires couvrent tout l'hypothalamus.

B - ARTÈRE PRÉOPTIQUE

On aperçoit le départ de l'artère préoptique à gauche sur la fig. 1. Cette même artère est visible dans les fig. 2, 27, 50, 52 et 60. Elle quitte la cérébrale commune près de sa bifurcation et gagne la face ventrale de l'encéphale. Cette artère a aussi été appelée *cérébrale antérieure* (Corrington) ou *artère du corps strié* (O'Donoghue et Abbot). Hasegawa distingue chez *Dasyatis akajei* une *artère striate ventrale* qui lui correspond. Nous observons que le striatum, chez la Roussette, reçoit aussi des branches récurrentes d'artères individualisées au niveau des bulbes olfactifs à partir de la cérébrale antérieure. D'autre part, la branche principale de l'artère préoptique droite, plus développée que la gauche, s'introduit dans la *scissure hypostriate* richement vascularisée. Cette branche correspond à la *branche médiale* de Hasegawa. Il existe, plus vers l'extérieur, des *branches latérales.* Parmi les branches qui irriguent la membrane obturante du récessus préoptique, on trouve constamment une paire de petites *artères supra-chiasmatiques* (Hasegawa); après avoir distribué quelques artérioles à cette région, ces artères se continuent sur le chiasma et remontent chacune le long du bord antérieur d'un nerf optique (fig. 52). Le territoire de ces petites artères déborde aussi la membrane préoptique et c'est par elles, en grande partie, qu'est irrigué l'hypothalamus antérieur.

C - ARTÈRE HYPOTHALAMIQUE INFÉRIEURE

L'artère hypothalamique inférieure a déjà été décrite par les auteurs anciens, car elle se trouve exposée à la face inférieure de l'hypothalamus. C'est l'*artère hypencéphalique* de Sterzi. Mais aucun auteur ne semble avoir observé de quelle manière elle assure l'irrigation hypophysaire et celle du sac vasculaire.

Cette artère quitte la cérébrale postérieure non loin de son origine, dans le segment orienté encore presque verticalement. Partant de la paroi interne, elle oblique vers l'avant et vers le bas, passant entre l'artère préoptique et la paroi antérieure du lobe inférieur. Sur la fig. 1, on la voit apparaître ensuite derrière le nerf optique pour suivre dans toute sa longueur le lobe inférieur. En comparant avec les fig. 50 et 52, on relèvera que sa course vers l'arrière tend à être sinueuse. Chez des individus âgés, on la voit même décrire des tours de spire en se soulevant légèrement au-dessus de la surface de l'encéphale. Elle envoie vers le lobe inférieur une ou plusieurs artères qui s'enfoncent dans le tissu nerveux perpendiculairement par rapport à la surface. Fait inhabituel, ces artérioles réapparaissent en surface dans le récessus lobaire, où elles donnent des capillaires artériels *centrifuges.*

Du côté interne, les artères hypothalamiques inférieures irriguent le

lobe médian de l'hypothalamus. Les branches les plus avancées, situées derrière le chiasma, perforent la surface pour aller vasculariser la région des noyaux médians. Les branches émises à la hauteur de la tête du lobe antérieur progressent dans un réseau capillaire dense superficiel, qu'elles irriguent, mais parviennent assez souvent à la limite même du lobe. Quand l'artériole arrive assez près de ce dernier, une *vascularisation pratiquement directe* se trouve réalisée (fig. 58). Nous en avons acquis la certitude en effectuant des observations sur le vivant : la proximité de l'artériole détermine un courant sanguin plus rapide dans le petit territoire avoisinant du lobe, tandis que les autres parties du lobe ne sont traversées que par un courant relativement lent. Ceci ne doit pas faire perdre de vue que la grande majorité des artérioles n'atteignent pas le lobe antérieur.

Les artères hypothalamiques inférieures poursuivent leur course en s'enfonçant dans le sillon qui sépare les lobes inférieurs du sac vasculaire, par lequel elles remontent jusque sur la face dorsale des diverticules latéraux du sac, qu'elles irriguent (fig. 2, 4). Une branche se continue même sur le pourtour du sac, entre le sac vasculaire et le lobe postérieur de l'hypothalamus où elle nourrit un réseau capillaire limitrophe spécial, dont nous reparlerons.

Il n'y a pas d'artères postérieures de l'hypophyse ou de l'hypothalamus qui dérivent des cérébrales postérieures ou de la basilaire. De telles artères existent cependant chez la Raie, où elles atteignent directement le lobe neuro-intermédiaire. On les trouve aussi chez la Torpille, semble-t-il. Ces vaisseaux devraient être étudiés après injection, ce que nous n'avons pu réaliser ni chez la Raie ni chez la Torpille.

D - ARTÈRE HYPOTHALAMIQUE SUPÉRIEURE

Nous avons mis en évidence une artère ou, plutôt, un faisceau d'artères qui assurent l'irrigation de la région dorsale de l'hypothalamus, y compris le tubercule postérieur et le lobe postérieur. Ce système quitte la cérébrale postérieure, également du côté interne, sous l'artère du tractus optique, et se ramifie dans le creux *(sulcus thalamo-hypothalamicus externe* d'Ariëns Kappers) qui surmonte les lobes inférieurs. La majorité des branches vont vers l'arrière et plus particulièrement dans le sillon séparant le lobe postérieur du tubercule postérieur, dans lequel pénètre une gerbe de capillaires artériels. Les sections de ces artères sont visibles dans la figure 16.

2) VEINES

A - VEINES DU LOBE VENTRAL

Les *veines du ligament hypophysaire* visibles dans la figure 5 n'ont aucune relation avec la vascularisation du lobe ventral. Celui-ci est drainé par un système de veines intra-durales assez compliqué, mais

constant. Leurs débouchés dans la veine hypophysaire sont situés dans la paroi antérieure de cette dernière, aux trois cinquièmes de la distance entre le plan sagittal et le sinus orbitaire. On les étudie aisément en faisant une section transversale du crâne passant par la veine et en observant, dans la moitié antérieure du bloc, l'intérieur du sinus. On aperçoit alors les issues veineuses comme des orifices simples ou jumelés. L'aspect varie souvent d'un côté à l'autre.

La figure 49 nous renseigne sur la signification de ces trous. On distingue une *veine marginale antérieure* du lobe ventral et une série de *veines marginales postérieures.* Ces veines ne drainent pas seulement le lobe ventral, mais aussi la dure-mère environnante. Du lobe sortent trois veinules qui affluent dans la veine marginale antérieure à la hauteur du chiasma carotidien. Le sang peut ensuite atteindre la veine hypophysaire à travers deux *segments antéro-postérieurs* de la veine marginale, qui passent sous le lobe à l'extérieur des boucles des artères cérébrales. Sur la figure 49, on voit que l'un des débouchés de la marginale antérieure, celui du côté droit, est beaucoup plus développé que le gauche et aboutit séparément dans la veine hypophysaire. Le débouché de gauche est non seulement atrophié, mais supplanté par une veine marginale postérieure *médiale,* longeant le sinus interorbitaire.

Les orifices les plus externes sont ceux des veines marginales *latérales.* Sur la figure 49, à gauche, on aperçoit l'une d'elles qui conflue à la fois avec la marginale médiale et avec le déversoir de la marginale antérieure : dans la veine hypophysaire, on observera un seul orifice. A droite, la marginale postérieure latérale aboutit séparément dans la veine hypophysaire : il y aura deux orifices de ce côté.

Le drainage du lobe ventral est donc assuré par un système établi suivant un plan bien précis, mais dans lequel peuvent se manifester diverses dissymétries, généralement bien apparentes.

La position des vaisseaux du lobe ventral à l'intérieur de la fosse pituitaire est indiquée dans la coupe longitudinale de la figure 6, qui passe par l'un des débouchés de la veine marginale antérieure. Ce vaisseau est situé en profondeur dans la fosse, sous l'artère cérébrale commune, elle-même enfouie sous l'un des bras du lobe ventral.

B - VEINES DE LA PORTION JUXTA-NEURALE DE L'HYPOPHYSE

a) *Système du ligament hypophysaire*

Les affluents du tronc veineux plus ou moins dédoublé que nous avons vu passer par le ligament hypophysaire drainent le sang du lobe antérieur et du lobe neuro-intermédiaire. Les vaisseaux intéressant ce dernier lobe sont bien visibles à sa surface, près du ligament, vers lequel ils convergent. Quelques-uns d'entre eux se glissent sous l'extrémité postérieure du lobe antérieur et recueillent au passage les affluents qui drainent celui-ci. Dans la plus grande partie du lobe antérieur, le drainage est effectué par un *collecteur central,* logé sous la bandelette axiale; nous l'avons déjà vu sur des coupes. On l'aperçoit par transparence sur le vivant (fig. 52, *pointillé*). Dans la figure 54, il oc-

cupe le centre du lobe au niveau de la tête du lobe antérieur et reçoit le sang par la face ventrale. Dans la queue du lobe, la gouttière ventrale devenant moins profonde, il s'infléchit assez nettement vers la surface ventrale. Sur des préparations injectées et observées dans le plan frontal, on remarque que le collecteur se divise en plusieurs branches avant de rejoindre les veines tributaires du ligament.

b) *Système veineux antérieur du lobe neuro-intermédiaire*

En décrivant la tige pituitaire, nous avons mentionné l'existence de deux systèmes de gros troncs veineux qui la traversent dans ses régions latérales et communiquent avec le lobe neuro-intermédiaire. Ces veines sont visibles dans les figures 1, 3, 52, 53. Elles se rattachent à deux veines de grand diamètre, que nous avions appelées, en 1960, *veines neurhypophysaires,* vu leur qualité de veines du processus infundibulaire. A ce moment, la circulation n'avait pas encore été observée, mais nous considérions comme probable que ces veines drainaient une partie du sang ayant traversé le lobe neuro-intermédiaire, en direction de la veine cérébrale postérieure. Rex avait bien décrit ce système, sans préciser son rôle, annonçant une publication spéciale sur la circulation hypophysaire; nous n'avons pas trouvé cette publication dans la littérature. Meurling, dans une courte note parue en même temps que notre travail, n'hésite pas à leur donner le nom de *lateral afferent veins* et pense que le lobe neuro-intermédiaire est traversé par un courant de sang veineux. Cette opinion pouvait certainement se justifier par des considérations hémodynamiques. Chez les Anoures, Cruz (1956, 1959), avait d'ailleurs décrit un *deuxième système porte* du même type.

La preuve formelle de l'existence d'une telle particularité circulatoire repose à présent sur l'étude *in vivo* que nous en avons effectuée peu après. Suivant les conclusions de Meurling, l'irrigation du lobe neuro-intermédiaire est assurée, chez la Roussette, par ce système veineux, tandis que les Raies et sans doute bien d'autres formes remédieraient au manque de veines afférentes latérales par le développement d'*artères directes* du lobe. Nous souscrivons à cette conception. Notre « couronne collectrice » du lobe devient ainsi une *couronne distributrice* de gros sinus qui encerclent le processus infundibulaire, entre le lobe et le sac vasculaire (fig. 4). Ils assurent la répartition du sang sur le pourtour de l'organe. L'irrigation du lobe neuro-intermédiaire est donc assurée par un curieux *réseau admirable veineux.*

Quelle est l'origine du sang traversant les veines afférentes latérales ? La figure 2 montre la convergence des veines drainant les lobes inférieurs, les bandelettes optiques et le tectum. Ces veines se réunissent dans le *sillon thalamo-hypothalamique* et donnent la veine afférente. Il existe bien une *anastomose* très volumineuse entre ce système et celui de la cérébrale postérieure. Elle part des veines tectales et remonte vers le cervelet, où elle rejoint la veine cérébelleuse antérieure, qu'elle accompagne ensuite vers les toiles choroïdiennes postérieures. Cette anastomose constitue une importante racine de la veine

cérébrale postérieure. *Le sang traversant le lobe intermédiaire provient donc de divers territoires du cerveau moyen,* sans particularités.

C - VEINES DE L'HYPOTHALAMUS ANTÉRIEUR

Le drainage de l'hypothalamus postérieur se fait vers le lobe neuro-intermédiaire, par un dispositif très particulier. Celui de l'hypothalamus antérieur est plus normal. Il est dû à des veines tributaires de la cérébrale antérieure. La figure 2 montre, sur le côté du diencéphale, une grosse veine qui disparaît sous les toiles choroïdiennes antérieures. C'est la *veine choroïdienne* (Rex). Sa *branche antérieure* collecte le sang de la région ventrale antérieure du télencéphale (fig. 1). Sa *branche postérieure* draine surtout la région préoptique, mais participe aussi au drainage du territoire post-chiasmatique, en collaboration avec la veine la plus avancée du système afférent neuro-intermédiaire.

La veine choroïdienne s'introduit entre les deux feuillets des formations choroïdiennes et va décrire, dans les ventricules latéraux du télencéphale, une boucle à l'intérieur des plexus choroïdes. Puis elle en sort dans le voisinage du plan sagittal, en s'unissant à son homologue pour former la *veine choroïdienne commune.* Celle-ci gagne la veine cérébrale de *gauche* après avoir décrit au-dessus des toiles des circonvolutions caractéristiques, recueillant au passage toute une série de veines.

Dans la figure 3, les toiles choroïdiennes ont été enlevées pour montrer la région du noyau préoptique. En avant, on aperçoit les plexus et leurs veines. On a disséqué du côté gauche un des vaisseaux longitudinaux sous-épendymaires signalés comme constants dans les coupes. Ce vaisseau nous intéresse comme collecteur des capillaires environnant les neurones neurosécrétoires, dont le sang est véhiculé, de toute évidence, vers les toiles choroïdiennes et enfin vers la veine cérébrale antérieure. Ce fait est intéressant à mentionner, car il permet de faire l'économie d'une vieille hypothèse, qui suggérait l'existence de connexions vasculaires entre le noyau préoptique et la glande hypophysaire. Dans le cas de la Roussette, nous la rejetons formellement.

3) CAPILLAIRES

A - CAPILLAIRES DE LA LAME TERMINALE

L'aire triangulaire comprenant la membrane obturant le récessus préoptique porte une nappe de capillaires extrêmement fins. Ces capillaires sont les plus fins qu'il nous ait été possible de trouver dans toute la région étudiée (fig. 51 et 60). Les mailles du réseau sont extraordinairement serrées. La faible épaisseur de la paroi de l'encéphale à ce niveau suggère naturellement un rôle dans des échanges, qui seraient susceptibles de se produire à travers elle.

L'autre interprétation possible est fournie par des travaux récents

effectués sur des Vertébrés supérieurs. Chez les Mammifères, Wislocki et King (1936) avaient remarqué la présence d'un organe vasculaire hautement différencié dans la lame terminale. Ils l'ont nommé *crête supra-optique,* en raison de sa position dans un pli sagittal de la lame. La crête supra-optique a été étudiée ces derniers temps par de nombreux auteurs sous le nom d'*organe vasculaire de la lame terminale* (cf. Duvernoy et Koritké, 1961). Du point de vue angioarchitectonique, on note la présence d'anses capillaires particulières, dressées sur un réseau superficiel dense. Du point de vue neurologique, ces anses contractent avec les fibres nerveuses du faisceau rétino-hypothalamique (si le terme est judicieux) des rapports bien précis. Koritké et Duvernoy (communication personnelle) ont pu montrer de la façon la plus nette que des fibres nerveuses passent dans les boucles terminales des anses capillaires. On soupçonne d'autre part l'existence de connexions avec les fibres neurosécrétoires préoptiques, dont certaines parviennent précisément dans ces parages (Holzmann, 1960). Le rôle de l'organe vasculaire de la lame terminale est inconnu. Mergner (1961) a décrit chez le Hamster et chez le Macaque des veines portes unissant l'organe vasculaire (réseau primaire) à l'hypophyse (réseau secondaire). Mais il est certain que de telles connexions ne sont pas très répandues chez les Mammifères et que leur importance physiologique ne doit pas être exagérée.

La première question qui se pose est celle de l'existence de cet organe vasculaire chez la Roussette. Il existe deux systèmes de capillaires bien distincts qui peuvent prétendre à ce titre. L'un, celui dont nous venons de parler, ressemble au plexus superficiel de l'organe, sans que des anses pénètrent dans la mince membrane sous-jacente. Mais ce réseau fin est bien en rapport avec le faisceau nerveux de la lame terminale. L'autre consiste en un plexus qui tapisse le fond du pli sagittal que nous avons décrit entre les deux renflements de l'*hypostriatum* (fig. 1). Cette formation très vascularisée prend l'allure d'une crête, sur laquelle nous n'avons pas distingué de capillaires particuliers en forme d'anses, mais seulement des capillaires ordinaires, perpendiculaires à la surface extérieure. Si nous nous étions limité à l'étude de la Roussette, le doute aurait donc subsisté sur l'homologie à établir. Mais des coupes histologiques de Raie adulte nous ont révélé la présence, chez cette espèce, d'un *plexus capillaire interne* en communication avec le *plexus superficiel* de la membrane préoptique. C'est donc cette région qui constitue le siège de l'organe vasculaire de la lame terminale chez les Elasmobranches, y compris la Roussette.

La deuxième question relative à cette région préoptique finement capillarisée concerne ses relations avec l'hypophyse. Dans un certain nombre de cas, non la majorité, nous avons observé *in vivo* un courant sanguin partant de la nappe des capillaires fins pour atteindre la tête du lobe antérieur. La figure 52 représente un tel *système porte préoptico-hypophysaire,* tel que nous l'avons observé chez la roussette n° 166. Quatre capillaires portes franchissent le chiasma. Les veinules drainant les nerfs optiques les rejoignent. Ces vaisseaux confluent au

moment d'atteindre la pointe du lobe antérieur, où ils se jettent dans un capillaire sinusoïde superficiel et contribuent peut-être aussi à des capillaires plus profonds. On repère les capillaires bénéficiant de cet apport préoptique et optique à la vitesse supérieure du courant qui les emprunte. En effet, cette voie porte est plus large que la voie par laquelle le sang arrive normalement dans le lobe, c'est-à-dire les capillaires fins du lobe médian de l'hypothalamus. A ce propos, il faut signaler que l'observation *in vivo* est incomparablement plus précise que l'étude des préparations injectées, dans lesquelles on n'arrive pas à distinguer de différenciations vasculaires aussi fines.

Recherchant des connexions vasculaires pouvant transmettre des messages humoraux, nous ne devons retenir que les dispositifs constants. Suivant cette règle, le système porte préoptico-hypophysaire ne pourra figurer parmi les relations vasculaires ayant une signification physiologique précise. La majorité des roussettes montre en effet un système de drainage du même type, mais dévié en arrière du chiasma vers les branches postérieures de la veine choroïdienne ou vers les branches antérieures de la veine afférente latérale, suivant la position de leurs territoires respectifs, qui varie d'un individu à l'autre. La figure 1 montre une roussette qui possède un véritable faisceau de ces faux vaisseaux portes. La figure 50 est un cas dans lequel peu de capillaires veineux franchissent le chiasma. Mais l'embryon de la figure 60 avait deux veinules qui se continuaient directement dans le collecteur central du lobe antérieur, ainsi que des capillaires longitudinaux qui formaient probablement un système porte préoptico-hypophysaire.

B - CAPILLAIRES DES RÉGIONS INTERNES DE L'HYPOTHALAMUS

Les capillaires qui pénètrent dans la profondeur du tissu nerveux le font perpendiculairement à la surface extérieure, sauf dans le tractus optique, où ils suivent la direction dominante des fascicules de fibres. On distingue, principalement sur le vivant, des *capillaires artériels,* rectilignes et fins, ramifiés suivant un angle très aigu, dans lesquels le sang circule vite, et des *capillaires veineux,* un peu plus larges, en zigzag, dans lesquels le sang circule moins vite. Entre les deux sortes de capillaires, une troisième établit des liaisons en décrivant des *arcades* plus ou moins parallèles à la surface interne de la paroi cérébrale.

Les principales zones de pénétration des capillaires artériels que nous avons reconnues sont les suivantes : les parois latérales du récessus préoptique, la face postérieure du chiasma, les lobes inférieurs (face interne), le tubercule postérieur.

Les principaux collecteurs veineux sont (fig. 61) : le *collecteur* (pair) *longitudinal dorsal sous-épendymaire,* débouchant dans les vaisseaux des toiles choroïdiennes, les *collecteurs du tubercule postérieur,* les *collecteurs préoptiques,* les *collecteurs du tractus optique* et, enfin, ceux qui drainent le sang vers les capillaires superficiels du lobe médian de l'hypothalamus. Ces derniers sont particulièrement intéressants

pour nous, car ils se déversent dans le système capillaire inféodé à l'hypophyse.

C - PLEXUS CAPILLAIRE SPÉCIAL JUXTA-HYPOPHYSAIRE

Dans l'intervalle des artères hypothalamiques inférieures et du lobe antérieur, lorsqu'on examine la face ventrale, on observe un plexus de capillaires superficiels presqu'aussi dense et fin que celui de la région préoptique. Il occupe le lobe médian et déborde un peu sur les lobes inférieurs. On le voit dans les figures 50, 51 et 53-60. Ce plexus est lié au complexe hypothalamo-hypophysaire et présente des différenciations très précises en rapport avec chacune des parties de ce système; en particulier, les deux *glomérules*. Comme il correspond, de toute évidence, au plexus de l'éminence médiane des Amniotes, généralement intercalé entre celle-ci et le lobe tubéral, nous le désignerons dès à présent sous le nom de *Mantelplexus* (Romeis), que nous traduirons par *plexus périneural* de l'hypophyse.

On peut distinguer dans ce plexus périneural les parties suivantes : la *zone antérieure libre*, la *zone antérieure intercalaire*, la *zone glomérulaire*, la *zone réticulée* et la *zone des anses capillaires*.

a) *Zone antérieure libre*

Les deux tiers antérieurs de la tête du lobe antérieur sont environnés d'une nappe de capillaires fins (fig. 50). Le sang y pénètre par une série de petites artérioles, déjà décrites, qui la franchissent et ne s'épuisent qu'à la limite du lobe. Les capillaires les plus internes se déversent assez rapidement dans ce dernier, tandis que le sang poursuit dans les capillaires les plus distants un trajet incertain avant d'y parvenir à son tour. On observe d'ailleurs quelques capillaires artériels qui s'enfoncent dans l'épaisseur de la paroi hypothalamique.

b) *Zone antérieure intercalaire*

Les capillaires de la leptoméninge qui se trouvent intercalés entre la tête du lobe antérieur (plus exactement, sa lame tubérale) et l'hypothalamus sont généralement différents des capillaires de la zone libre (fig. 55). Les différences, plus ou moins accentuées, portent sur le diamètre, plus grand, et la forme des mailles du réseau, moins sinueuses. Il faut y ajouter la présence fréquente de capillaires veineux importants (fig. 55), drainant les capillaires internes du lobe médian de l'hypothalamus en direction de la nappe intercalaire. Le sang contenu dans les capillaires de la zone antérieure intercalaire du plexus périneural passe très probablement dans le lobe antérieur; l'observation de cette région sur l'animal vivant étant impossible, ce n'est là qu'une supposition.

c) *Zone glomérulaire*

La zone glomérulaire est en continuité avec la zone antérieure libre, dont elle représente une transformation progressive (fig. 50, 51, 53, 55,

57). Le point à partir duquel la nappe libre semble disparaître, vers l'arrière, correspond en réalité à sa concentration et à son enfouissement dans le fond de *deux sillons* qui vont s'approfondissant. Ces sillons atteignent leur profondeur maximum et se rapprochent le plus à l'endroit où les lobes inférieurs se rapprochent eux-mêmes l'un de l'autre, de chaque côté de l'isthme du lobe antérieur. Les lobes inférieurs de la Roussette sont en effet nettement divergents vers l'avant. Le lobe médian se trouve comme pincé entre eux à sa partie postérieure (fig. 18-20). Ce caractère est responsable de l'existence d'un *raphé dorsal* pour la partie postérieure du lobe antérieur, situation bien différente de celle rencontrée chez la Raie et chez la Torpille. En divergeant ensuite, une fois l'isthme franchi, les deux sillons glomérulaires marquent le début de la tige pituitaire.

Le fond des deux sillons est garni d'un réseau capillaire très serré, au point que les détails des connexions vasculaires sont difficiles à saisir. Une série d'artérioles internes des artères hypothalamiques inférieures plonge dans les sillons et irrigue les réseaux, tandis qu'une double rangée de *capillaires veineux portes obliques* conduit le sang dans l'hypophyse. Le système glomérulaire est donc le *plexus primaire* à partir duquel le sang sera conduit, à travers des capillaires portes particuliers, dans le *plexus secondaire* que forment les capillaires de l'hypophyse. Il convient d'étudier successivement les glomérules, les vaisseaux portes, les variations et les constantes du système porte hypophysaire, et ses connexions avec les capillaires internes de l'hypothalamus.

Vus dorsalement, après dissection ou dans une préparation éclaircie suivant Spalteholz, les glomérules apparaissent comme deux vagues de capillaires qui se soulèvent très progressivement à partir de l'avant et se terminent assez soudainement au contact de la zone suivante du plexus périneural, la zone réticulée. Ce sont deux touffes de *capillaires spéciaux,* dressés sur les tiges que forment leurs artérioles et les veinules portes, pénétrant dans la profondeur des tissus et venant encadrer le faisceau hypothalamo-hypophysaire. Nous verrons dans le prochain chapitre que des relations très intimes entre celui-ci et les capillaires existent à ce niveau. Pour l'instant, nous ne ferons que préciser l'angio-architectonique des glomérules. A leur extrémité antérieure, dans la zone de transition avec le plexus libre, leur structure est encore assez simple, et l'on peut voir sans difficulté qu'ils consistent en un réseau dont les mailles sont serrées et sinueuses, dirigées dans le sens transversal. Dans les régions les plus denses, on reconnaît la même structure, mais encore plus accusée. Le glomérule est alors un *glomérule composé,* une suite de glomérules transverses élémentaires, serrés les uns contre les autres à tel point qu'on ne les distingue plus que par les dentelures apicales du glomérule. Partant d'un réseau plan, on arrive donc finalement, en passant par toutes les transitions, à un système de glomérules élémentaires incrustés dans le fond d'un sillon et possédant une orientation perpendiculaire à ce sillon. La surface extérieure du

cerveau, dans le fond des sillons, est extrêmement irrégulière, découpée par les glomérules élémentaires, ridée également au niveau de plis secondaires et de protubérances localisées qui la font apparaître festonnée aussi bien sur les coupes transversales (fig. 18-20) que sur les coupes longitudinales (fig. 71).

La complexité du contour des glomérules et les aspects qu'ils présentent dans les coupes histologiques peuvent conduire à des méprises sur la nature exacte de ces dispositifs capillaires. Bugnon et Lenys (1961) affirment que, des glomérules, partent des capillaires qui pénètrent dans le tissu nerveux et qui sont comparables aux *anses longues* de l'éminence médiane des Mammifères. Dans notre matériel, nous n'avons jamais aperçu des formations vasculaires de ce type. Nous pensons que ces auteurs ont été influencés par l'aspect des glomérules élémentaires dans les coupes minces. Quand on observe le glomérule dans l'espace, *in toto*, on ne distingue pas d'anses bien séparées de sa masse. On pourrait, à la rigueur, considérer les glomérules élémentaires comme des *anses courtes*. Mais cette conception est elle-même peu compatible avec ce que nous avons observé en déroulant les glomérules. Il est en effet possible de détacher un glomérule, c'est-à-dire la leptoméninge du sillon, puis de dérouler délicatement les capillaires glomérulés, jusqu'à un certain point, sans trop de ruptures. On peut alors se rendre compte de la persistance du réseau capillaire maillé superficiel à ce niveau, malgré la formation de liaisons dans les trois dimensions, suivant le type glomérulaire, à la faveur des irrégularités de la surface neurale.

La disposition générale des glomérules élémentaires est segmentaire. Ceci correspond à la segmentation des afférences artérielles et des départs portes, chaque glomérule élémentaire étant en rapport avec la branche terminale d'une artériole et avec un capillaire porte. Il y a d'ailleurs de nettes différences entre le mode de ramification des artérioles issues de l'artère hypothalamique inférieure et celui des capillaires portes. Les premières se ramifient très tard, suivant un mode dichotomique, juste avant d'atteindre les glomérules. Leurs branches sont de ce fait très écartées, à la manière des ramifications veineuses. Au contraire, les capillaires portes ne fusionnent que peu de fois et le font toujours à angle très aigu. Ils sont rassemblés en un faisceau dans lequel ils cheminent parallèlement. Ces caractères montrent que nous n'avons pas affaire à de véritables veinules, mais à des capillaires spéciaux.

Portons notre attention sur ces vaisseaux portes. On les observe dans les figures 3, 51 et 53-57. Ils circulent dans la tige hypophysaire sous le faisceau hypothalamo-hypophysaire et font partie du vaste *système de vaisseaux antéro-postérieurs* caractéristiques de cette région. Tous ces vaisseaux sont d'abord situés dans la paroi ventrale du processus infundibulaire, à l'intérieur de la leptoméninge. Leurs prolongements postérieurs disparaissent dans la masse du lobe neuro-intermédiaire où, rappelons-le, le tissu nerveux et le tissu glandulaire sont complètement fusionnés depuis les premiers stades embryonnaires. En

ce qui concerne les vaisseaux portes issus des glomérules, il existe aussi des communications avec le lobe antérieur, comme nous allons le voir. Dans tous les cas, le sang parviendra finalement dans des plexus de capillaires intra-hypophysaires jouant le rôle de plexus secondaires et appartenant en propre à l'adénohypophyse. Les vaisseaux portes hypothalamo-hypophysaires, qu'ils appartiennent au système veineux afférent du lobe neuro-intermédiaire ou bien au système glomérulaire, sont donc des vaisseaux leptoméningés et des vaisseaux de la tige pituitaire, sur leur plus grande longueur. Ils relient des plexus capillaires neuraux à des plexus capillaires adénohypophysaires. Ainsi, nous pouvons définir la région du processus infundibulaire considérée comme la « tige pituitaire », comme un organe assurant le *transit circulatoire* entre le système nerveux et certaines portions ectodermiques de l'hypophyse. Nous verrons que la tige est également une région de transit pour des substances neurosécrétées.

Abordons la question de la destination du sang empruntant les vaisseaux portes après la traversée des glomérules. L'étude de ces relations vasculaires hypothalamo-hypophysaires comporte un certain nombre d'écueils. Or, nous avons précisément affaire à un dispositif dont l'importance physiologique est incontestable. Un « message humoral » étant émis au niveau des glomérules, quelles cellules glandulaires pourra-t-il atteindre ?

Les vaisseaux portes se rendent en effet, d'une part dans le lobe neuro-intermédiaire, d'autre part dans la queue du lobe antérieur. Les premiers, ainsi que nous l'avons signalé, ne semblent pas avoir de signification physiologique bien précise chez la Roussette (Mellinger, 1963). Mais il faut tenir compte des données obtenues chez d'autres Sélaciens par Meurling (1960) : chez la Raie, chez *Acanthias,* les vaisseaux destinés au tissu intermédiaire seraient de loin les plus nombreux, et le système porte hypothalamo-hypophysaire de ces espèces pourrait avoir un rôle dans le contrôle des chromatophores. Ce serait une particularité des Sélaciens. Cependant, dans le cas de la Roussette, nous allons montrer qu'il n'en est rien, en nous basant sur l'étude anatomique.

Comme nous l'avons signalé dans notre publication préliminaire, on peut distinguer des *vaisseaux portes inférieurs* (ou mieux : *antérieurs),* se rendant au lobe antérieur, et des *vaisseaux portes supérieurs* (mieux : *postérieurs),* allant dans le lobe neuro-intermédiaire. La distribution des vaisseaux portes ne doit pas seulement être étudiée sur des préparations comme celles des figures 53 et 54, comme nous l'avions fait au début. Après un examen de la préparation *in toto,* il faut poursuivre la dissection en découpant la lame tubérale et la paroi dorsale de la queue du lobe antérieur suivant leur pourtour, de manière à éliminer toute la partie ventrale du lobe. On enlève ensuite les régions du lobe neuro-intermédiaire qui ne sont pas directement en relation avec le plexus périneural et qui empêcheraient d'apercevoir

par transparence le segment le plus caudal du lobe antérieur. Ceci permet d'obtenir des préparations assez claires pour qu'il soit possible d'étudier dans leurs moindres détails l'organisation du plexus périneural et la distribution des vaisseaux portes dans l'adénohypophyse, comme le montrent les figures 55 et 56, que nous allons commenter.

Du point de vue de l'organisation du réseau intercalaire, ces deux préparations représentent des cas extrêmes. Dans la fig. 55, cette zone du plexus spécial occupe une étendue considérable entre les glomérules et même au delà, entre les deux séries de vaisseaux portes étroitement groupés qui s'en échappent. Au contraire, dans la fig. 56, la zone intercalaire se trouve limitée à sa portion la plus craniale, située en avant des glomérules; entre ces derniers et entre les vaisseaux portes, régulièrement échelonnés, elle devient virtuelle, tout le long du raphé du lobe antérieur. Suivant les individus, l'extension de la lame tubérale, liée à cette zone du plexus, sera donc très variable. En conséquence, la limite entre la tête et la queue du lobe antérieur occupera une position variable sur la ligne médio-dorsale du lobe.

Lorsque la zone intercalaire est fortement développée, comme dans la fig. 55, elle se trouve alimentée par des capillaires veineux qui peuvent être de deux sortes. Dans le cas présent, on distingue bien, tout à fait en avant, un gros capillaire issu de la région préchiasmatique, qui se déversait principalement dans le collecteur central du lobe (vaisseau porte préoptico-hypophysaire). Trois autres capillaires atteignent la lame tubérale en son centre. Ils drainaient le réseau de capillaires internes qui était situé au-dessus de la tête du lobe antérieur et constituent donc encore un autre système porte hypothalamo-hypophysaire lié à cette région de la glande. Par un capillaire longitudinal, nettement visible, le sang pouvait même passer dans la queue du lobe.

Du point de vue de la distribution des vaisseaux portes, il avait semblé, avant que cette dissection ne fût faite, que la destination du sang issu des glomérules était différente dans chaque cas. Dans le premier cas, on voyait les deux tractus compacts pénétrer dans le lobe neuro-intermédiaire. Dans le deuxième, au contraire, on pouvait observer sans peine la confluence de toute une série de vaisseaux portes vers le raphé du lobe antérieur et leur continuité avec les capillaires divergents de la queue du lobe. Une fois la dissection complétée, il devint évident que, dans le premier cas (fig. 55), les vaisseaux portes ne faisaient en réalité que traverser le lobe neuro-intermédiaire, passant entre ses premiers lobules sans les irriguer, pour atteindre l'éventail des capillaires sinusoïdes de la queue du lobe antérieur. Tout se passe comme si le raphé du lobe était refoulé vers l'arrière et devenu très court à cause de l'extension du plexus intercalaire. Plus en arrière, les deux lobes sont décollés, leurs systèmes vasculaires séparés. Dans ce cas, la zone glomérulaire constitue donc le point de départ d'un *système porte glomérulo-caudal,* c'est-à-dire en relation presque exclusive avec la queue du lobe antérieur. De part et d'autre des tractus portes, on aperçoit les extrémités, coupés, de quelques vaisseaux plus grêles, qui atteignaient vraiment le lobe neuro-intermédiaire; mais ils

proviennent d'un segment glomérulaire très restreint et du début de la zone réticulée.

Dans le deuxième cas (fig. 56), les relations du système glomérulaire avec les capillaires du lobe neuro-intermédiaire sont beaucoup plus importantes. On a conservé une série de *vaisseaux médians,* situés dans le prolongement des derniers vaisseaux portes glomérulaires. Des capillaires de ce type, intermédiaire entre le vaisseau porte et le véritable capillaire sinusoïde (dont l'un est conservé, à gauche), sont fréquents à cet endroit du lobe. Généralement, ils ne se rattachent qu'à des *régions atypiques des glomérules,* effectuant la transition avec la zone réticulée, et leurs extrémités antérieures *tendent à se rétrécir* avant d'y parvenir. On remarquera aussi qu'ils se dirigent tout droit vers la sortie veineuse du lobe : leur rôle dans l'irrigation du lobe neuro-intermédiaire est négligeable. Rien ne prouve leur qualité de capillaires secondaires, adénohypophysaires. L'isthme de ce lobe, *pauvre en éléments ectodermiques,* a fort bien pu conserver depuis les premiers stades du développement ses *vaisseaux neuraux.*

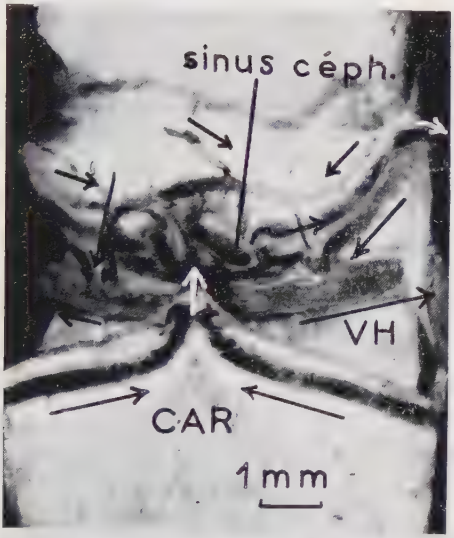
Quoi qu'il en soit, nous avons ainsi acquis la certitude que le système porte hypophysaire de la Roussette est essentiellement un système porte glomérulo-caudal. De nombreuses *observations sur le vivant* ont permis de voir circuler le sang dans un tel système, en écartant légèrement le lobe antérieur pour examiner l'un des sillons glomérulaires. La fréquente minceur du raphé facilite cette manœuvre, qui peut être effectuée sans perturber la circulation, tandis qu'une adhérence plus large, comme dans la fig. 55, la rend malaisée.

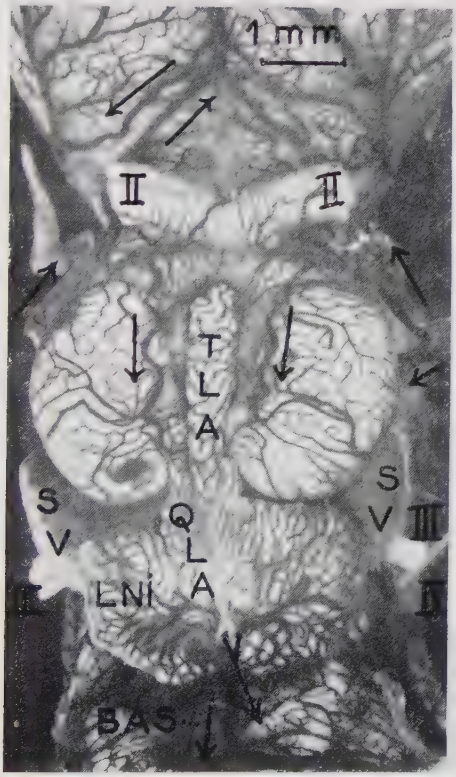
Chez un Mammifère, on peut distinguer dans l'éminence médiane des anses capillaires courtes et des anses longues, partant du *Mantelplexus* vers l'intérieur, ainsi qu'un plexus interne. Chez la Roussette, la zone surmontant les glomérules est plutôt avasculaire (fig. 57 et 59). Les rares capillaires ordinaires ou veineux qui la traversent établissent une jonction entre les glomérules et un *plexus interne* installé dans le noyau du tuber. Les glomérules étant simplement constitués par des parties du plexus périneural, enfoncées et incrustées dans l'hypothalamus, il n'y a pas de systèmes d'anses internes comme chez les Mammifères.

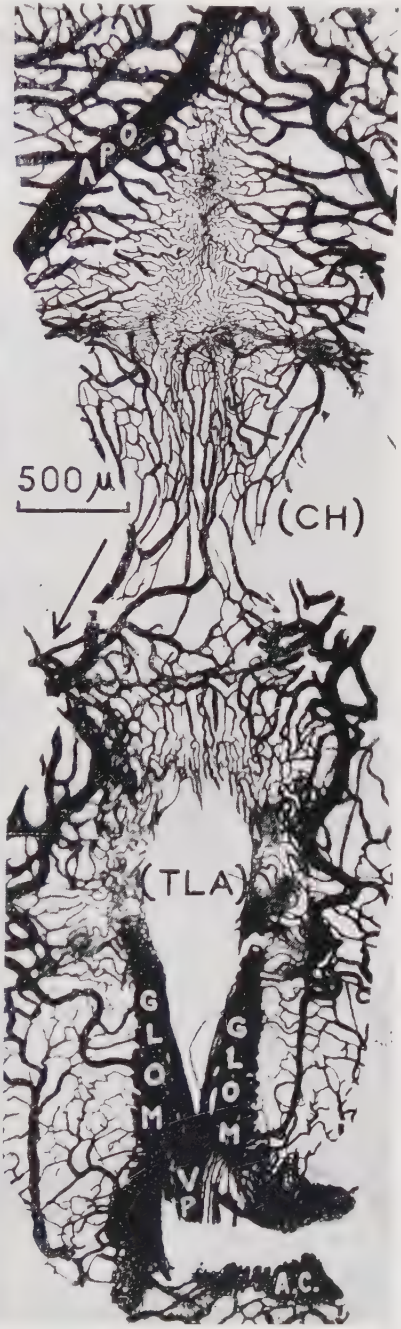
Fig 49 - Dissection, par la face ventrale, des vaisseaux du lobe ventral et de la veine hypophysaire. - Matériel injecté. - Sinus céphalique mentionné. Flèche blanche et droite : départ de l'artère ophtalmique.

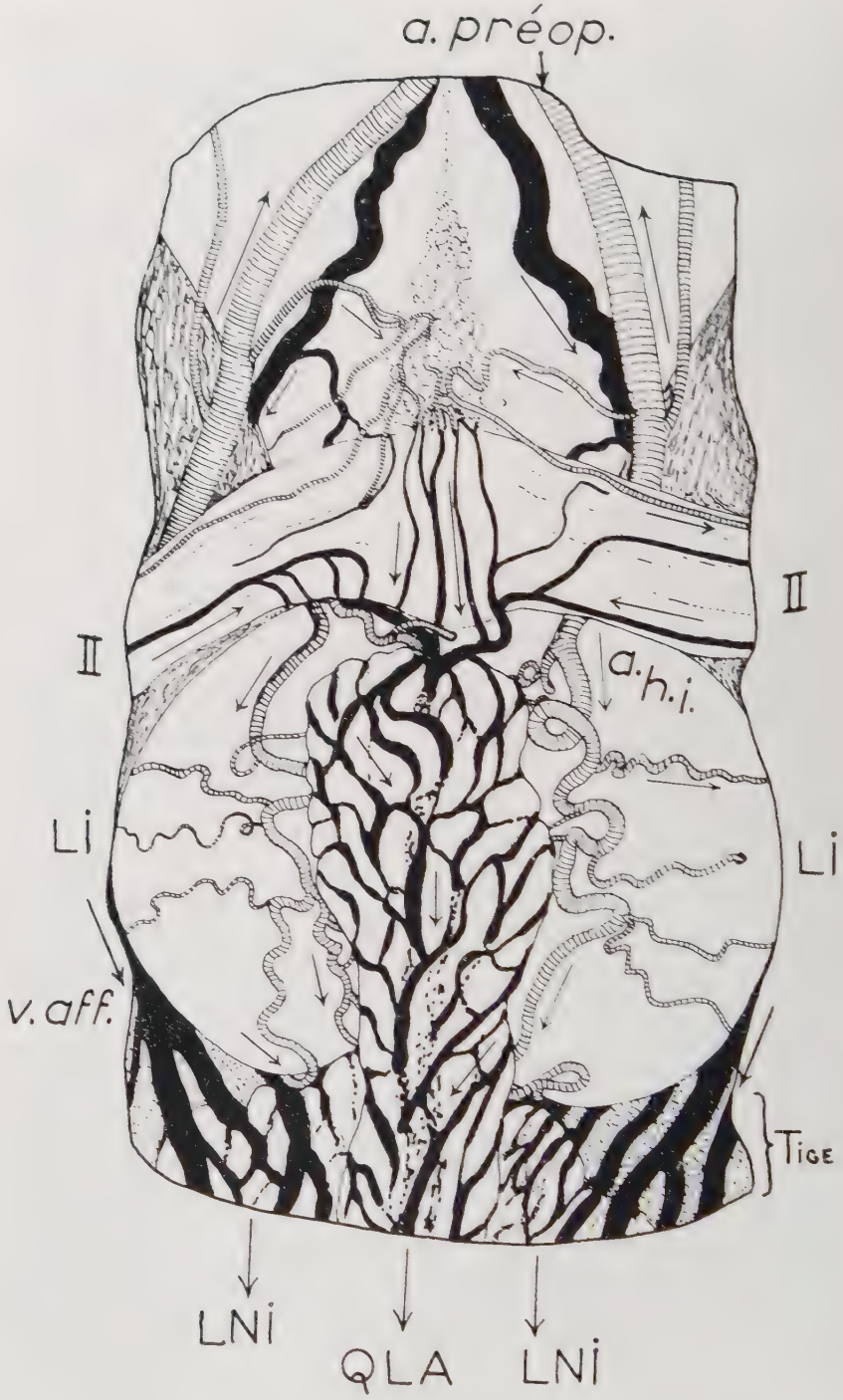
Fig. 50 - Face ventrale de l'hypothalamus. - Injection à l'encre.

Fig. 51 - Préparation totale de la méninge ventrale de l'hypothalamus. - Injection vasculaire. - L'emplacement de la lame tubérale et du lobe neuro-intermédiaire est vide. - Noter la présence des anses capillaires à la limite RP-SV (A. C.) et celle des glomérules.


sinus céph.
VH
CAR
1 mm


1 mm
II
II
T
L
A
S
V
Q
L
A
LNi
S
V
III
BAS


APO
500 µ
(CH)
(TLA)
G
L
O
M
G
L
O
M
V
P
A.C.


a. préop.
II
II
a.h.i.
Li
Li
v. aff.
Tige
LNi
QLA
LNi

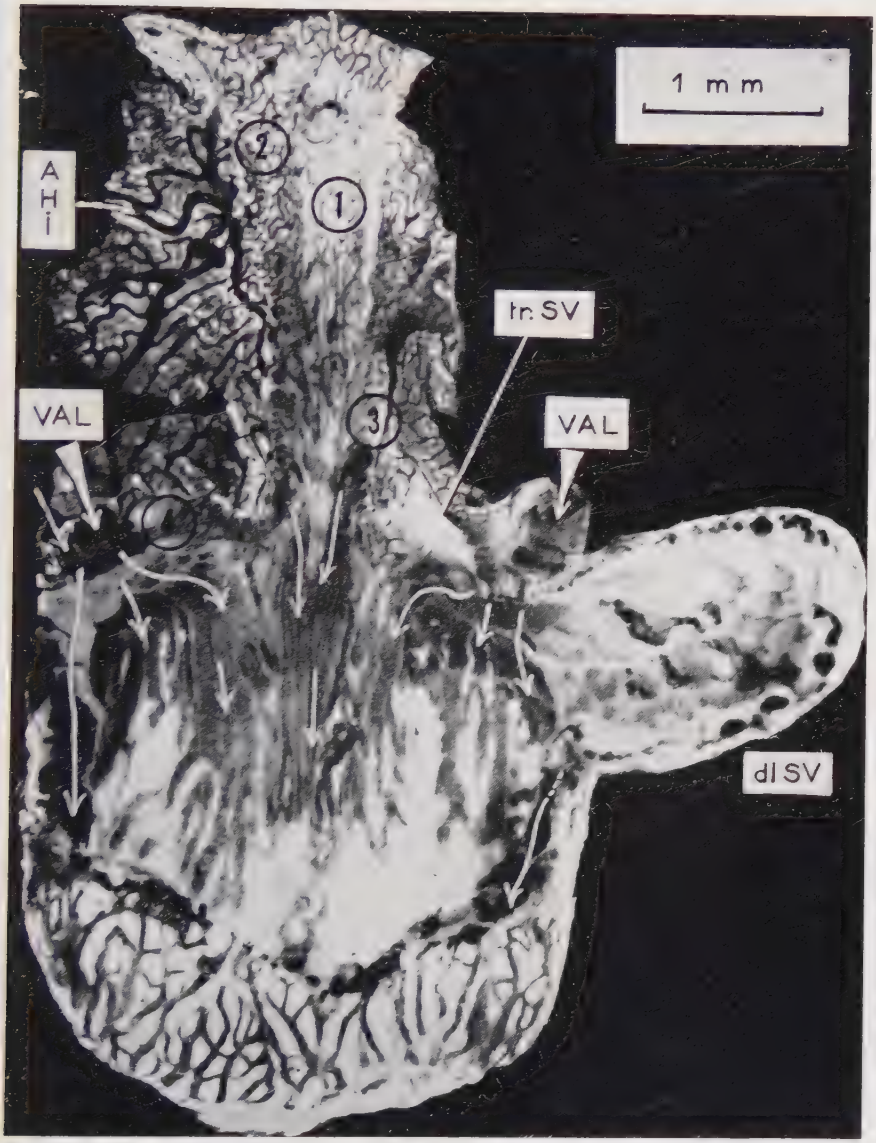
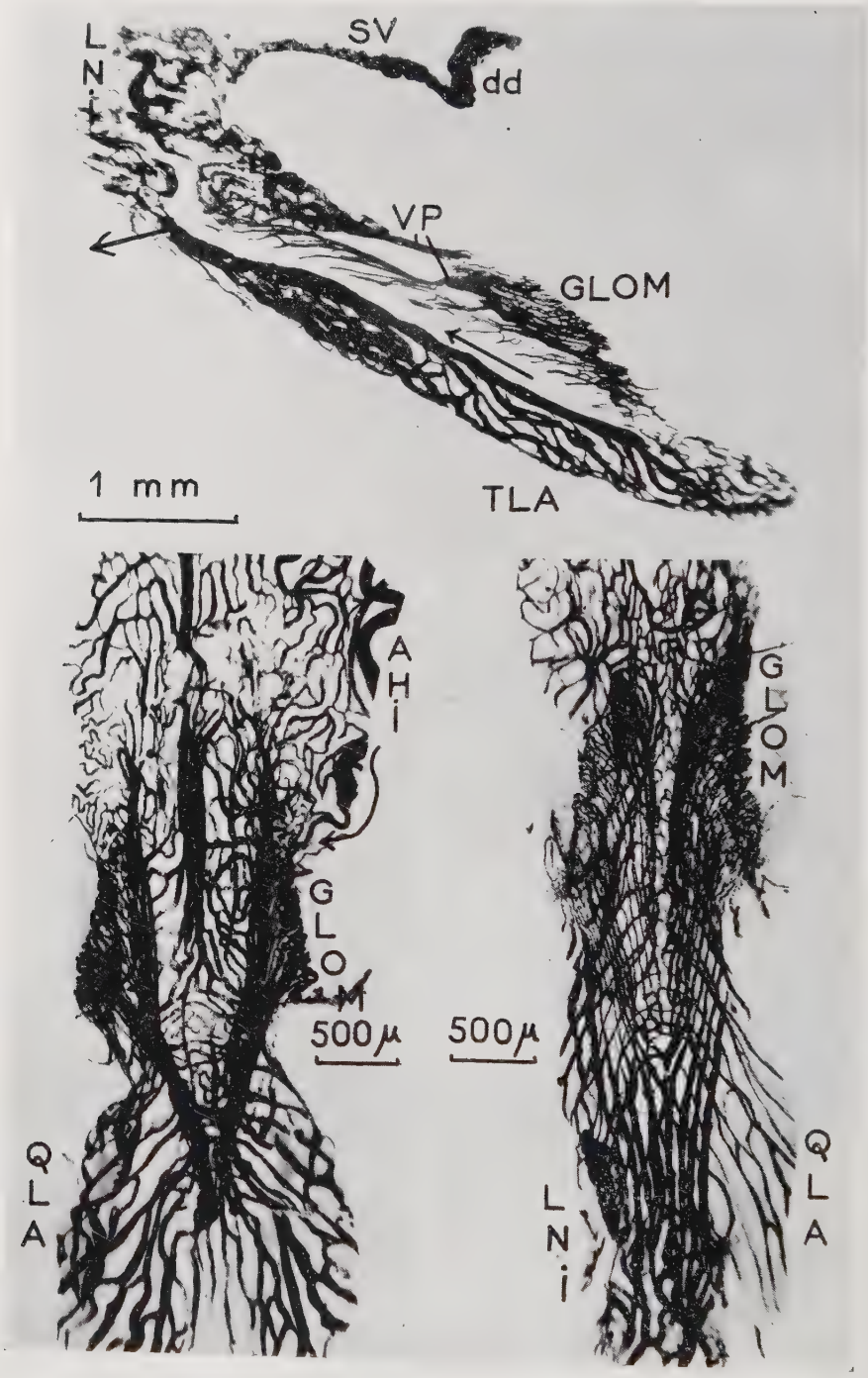


Fig. 53 - *Dissection dorsale du système hypophysaire.* - Sac vasculaire et éminence médiane enlevés pour montrer les vaisseaux portes. - On a enlevé aussi le faisceau hypothalamo-hypophysaire. - Préparation injectée. - Un tractus du sac a été disséqué (à droite, en blanc). 1, 2, 3, 4, zones du plexus périneural (intercalaire, libre antérieure, glomérulaire, réticulée).

Fig. 52 - Aspect de l'appareil circulatoire dans la région chiasmatique, in vivo. - Dessin d'après une esquisse faite sur l'animal vivant. - Cas d'un système porte préoptico-hypophysaire net.


LNi
SV
dd
VP
GLOM
1 mm
TLA
AHi
GLOM
500µ
QLA
GLOM
500µ
LNi
QLA

L'appareil glomérulaire se présente chez la jeune roussette, sur le point d'éclore, sous l'aspect d'une ébauche à peine différenciée (fig. 60). La queue du lobe antérieur apparaît dans la préparation injectée, entre les extrémités des artères hypothalamiques inférieures, comme une région renflée, opaque, comprise entre la tête du lobe antérieur et le lobe neuro-intermédiaire. Au-dessus d'elle, le réseau capillaire périneural est condensé, de chaque côté. A ce niveau, il s'enfonce dans deux dépressions peu profondes. Les mailles du réseau sont orientées transversalement, et c'est en suivant la même direction que les capillaires primaires atteignent le raphé et abordent les capillaires secondaires du lobe. Il n'y a pas de traces de vaisseaux portes : la jonction entre tous les plexus est directe, comme l'est celle du plexus libre avec la tête du lobe antérieur de l'adulte. La *différenciation des vaisseaux portes* a lieu sans doute pendant les stades 10 à 25 cm, pour lesquels nous n'avons pas disposé de roussettes injectées. On peut supposer que *l'étirement vers l'arrière* de la portion juxta-neurale de l'hypophyse joue un grand rôle. C'est ce mécanisme qu'il faut rendre responsable de l'allongement des vaisseaux effectuant la liaison entre les glomérules et les plexus adénohypophysaires, donc responsable de l'existence d'un système porte hypothalamo-hypophysaire chez la Roussette. Nous voyons une preuve de cette traction dans la présence (fig. 19-20) d'un suspenseur plus ou moins allongé qui se prolonge sur le lobe antérieur vers l'arrière; les vaisseaux portes l'empruntent.

d) *Zone réticulée*

La zone réticulée est la partie du plexus périneural formée de capillaires dessinant des mailles polygonales. Elle occupe les faces latérales du processus infundibulaire, dans le sillon entre le lobe inférieur et le sac vasculaire. Elle passe sous les veines afférentes latérales (fig. 61 et 53). L'artère hypothalamique inférieure nourrit ce *réseau peu différencié.* Nous avons vu que des capillaires grêles, souvent atrophiés, s'y rattachent comme des vaisseaux portes. L'allure générale des capillaires réticulés, le faible développement de cette zone, la rareté des vaisseaux en relation avec elle, vers l'avant comme vers l'arrière, portent à penser qu'il ne s'agit là que d'un reste, sans rôle physiologique précis, d'une région du plexus périneural qui n'a pas été utilisée dans la formation des glomérules. Cette *régression* est sans doute en rapport avec la formation du système afférent latéral, qui s'est superposé.

e) *Zone des anses capillaires*

Entre le sac vasculaire et le lobe postérieur de l'hypothalamus, la zone réticulée passe à un réseau qui se réduit pratiquement à une

Fig. 54 - Coupe longitudinale épaisse dans une hypophyse injectée. Un glomérule a été conservé et étalé, avec ses vaisseaux portes.

Fig. 55 et 56 - Connexions vasculaires des glomérules. - Deux cas différents. Explications dans le texte.

série d'anses capillaires allongées, couchées dans la paroi, dirigées vers la frontière du lobe postérieur (fig. 51). La zone des anses est irriguée par les branches terminales de l'artère hypothalamique inférieure, qui achève ici son tour de l'hypothalamus. Une branche importante de l'artère irrigue les diverticules latéraux du sac vasculaire, qui seront donc les seules parties du complexe hypophysaire recevant des *artères directes* et constantes. La fonction des anses est obscure. On peut seulement faire observer que leurs extrémités n'ont que très peu de relations avec les vaisseaux du lobe postérieur, tandis qu'elles communiquent largement par la base avec le plexus du sac vasculaire (ici, du diverticule dorsal). On peut supposer qu'elles constituent une zone limitante vasculaire, une *barrière* entre le sac et l'hypothalamus. On en conclut aussi que le réseau du sac représente une partie intra-hypophysaire, spécialisée, du plexus périneural juxta-hypophysaire, comparable au réseau capillaire du lobe nerveux des Mammifères et bien distincte du réseau du lobe neuro-intermédiaire (fig. 4, 61, 60). La limite est marquée par la *couronne distributrice* du lobe, dont les vaisseaux sont encore dans la paroi neurale. *Il n'y a pas de plexus neural dans la paroi ventrale du processus :* la soudure entre les ébauches est très précoce.

D - PLEXUS CAPILLAIRES ADÉNOHYPOPHYSAIRES

La vascularisation de l'hypophyse confirme l'existence de quatre régions principales dans l'adénohypophyse : TLA, QLA, LNI et LV. Chacune de ces régions renferme un plexus capillaire caractéristique.

Les capillaires de la tête du lobe antérieur sont sinueux, mais se ramènent à un *système en corbeille* partant des bords pour aboutir dans le *collecteur central.* Ils sont dilatés et de diamètre irrégulier.

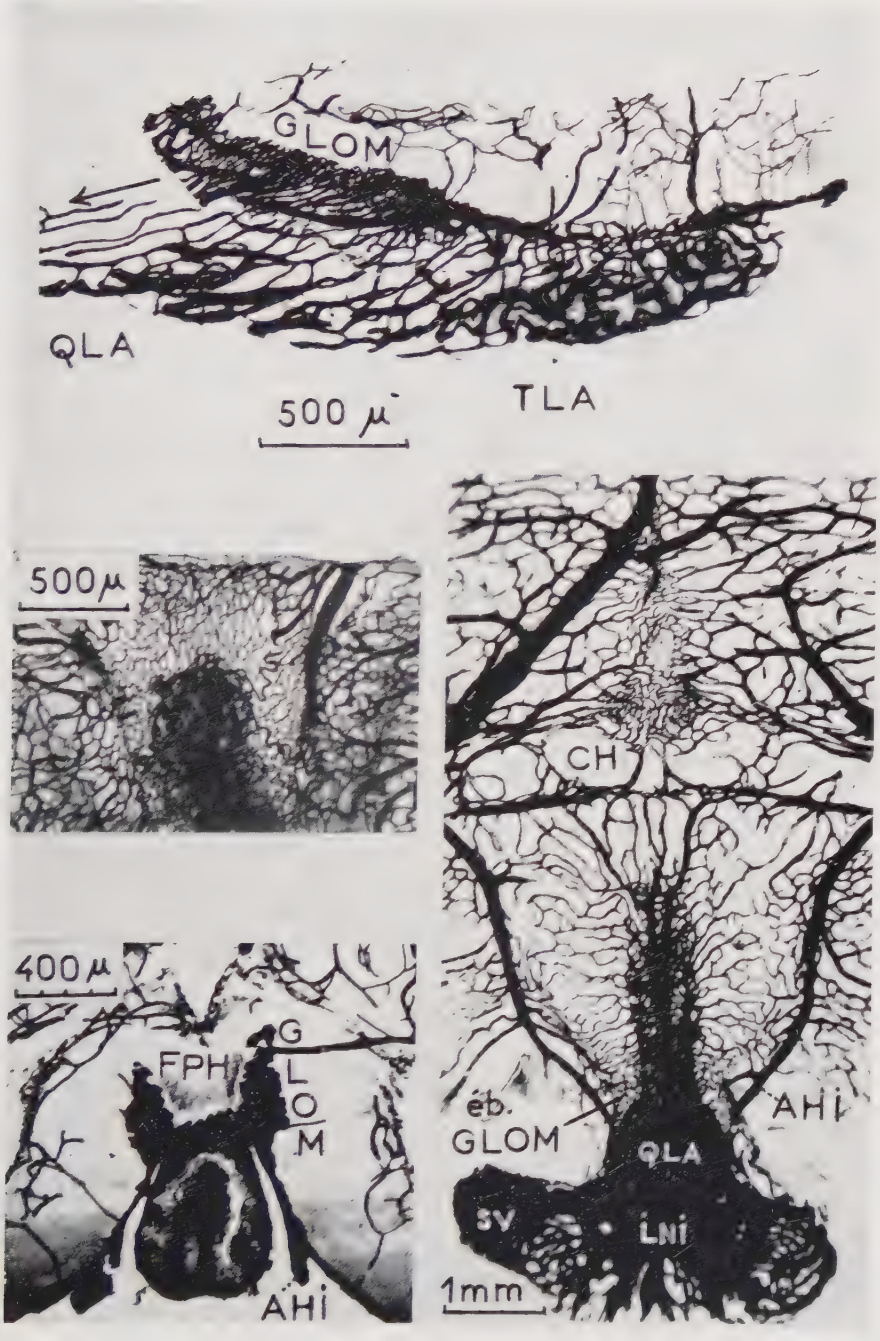
Ceux de la queue du lobe antérieur, plus grêles, suivent un trajet oblique dans la zone des plis latéraux, où ils s'anastomosent très peu entre eux. Sur la face ventrale et en arrière, leur orientation est moins régulière. Ils gagnent la sortie sans passer, en général, par le collecteur central.

Fig. 57 - Coupe longitudinale épaisse dans une hypophyse injectée. - Connexions vasculaires de l'éminence médiane et du lobe antérieur.

Fig. 58 - Injection éclaircie, montrant le dispositif d'irrigation superficiel de la tête du lobe antérieur.

Fig. 59 - Coupe transversale épaisse dans la région glomérulaire; injection, et coloration à l'aldéhyde-fuchsine montrant la répartition transversale particulière du neuro-sécrétat à ce niveau.

Fig. 60 - Stade embryonnaire voisin de l'éclosion, injecté, dont on a étalé la méninge avec tous ses vaisseaux, comme dans la fig. 50, mais en conservant l'hypophyse (sauf LV); noter la présence d'ébauches des glomérules dépassant sur les côtés de la QLA.


GLOM
QLA
500 µ
TLA
500µ
CH
400µ
G
FPH
L
O
M
éb.
GLOM
AHi
QLA
SV
LNi
1mm
AHi

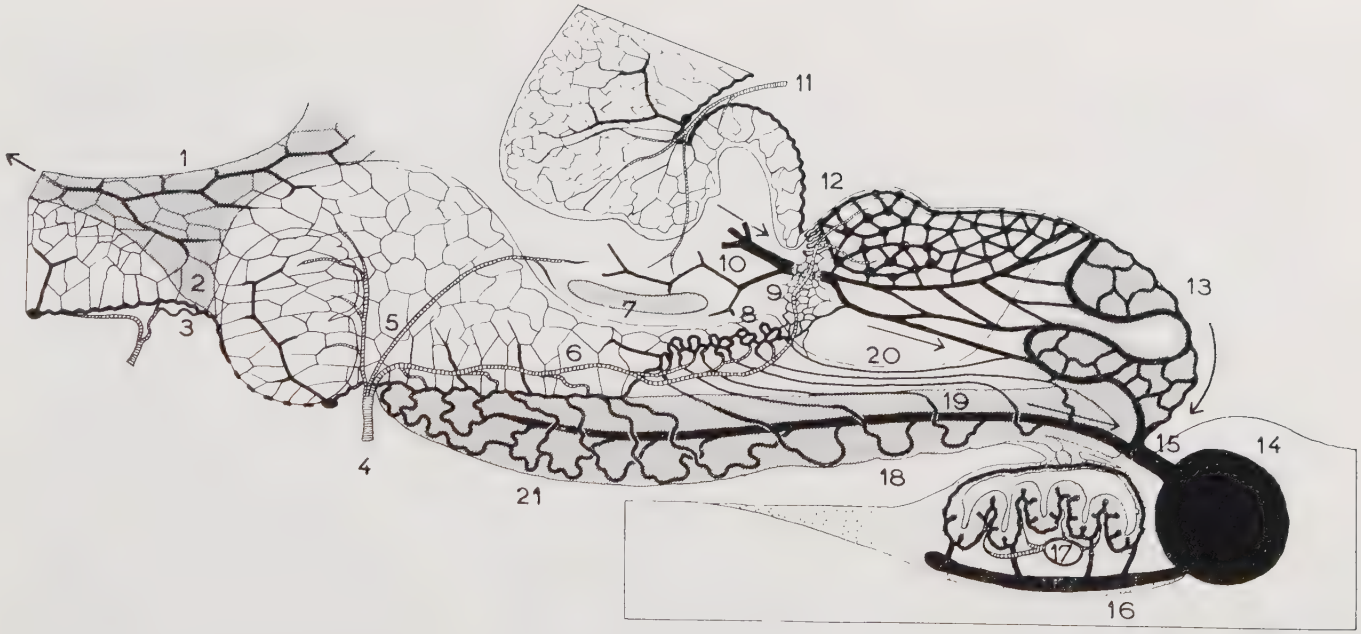


Fig. 61 - *Diagramme de la vascularisation hypothalamo-hypophysaire de Scyliorhinus caniculus.*

1 région préoptique, avec son drainage vers l'avant
2 récessus préoptique
3 plexus superficiel spécial de la lame terminale
4 artère hypothalamique inférieure
5 artère des lobes inférieurs
6 éminence médiane antérieure
7 orifice interne des lobes inférieurs
8 glomérules de l'éminence médiane postérieure
9 zone réticulée du plexus périneural
10 veines afférentes latérales du lobe neuro-intermédiaire
11 artère hypothalamique supérieure
12 entre le sac vasculaire et le récessus postérieur, zone des anses capillaires, et plexus primaire du SV
13 plexus secondaire du lobe neuro-intermédiaire
14 veine hypophysaire
15 veine du ligament hypophysaire
16 veines du lobe ventral
17 artérioles du lobe ventral, issues des cérébrales
18 plexus secondaire de la queue du lobe antérieur
19 collecteur central du lobe antérieur
20 vaisseaux portes glomérulo-pituitaires
21 plexus de la tête du lobe antérieur

Le plexus du lobe neuro-intermédiaire consiste en plusieurs (environ 15) *plexus élémentaires,* occupant chacun une grande cloison conjonctive, et en un *plexus superficiel.* Les plexus élémentaires, d'après les dissections du lobe, sont disposés en *deux séries,* une série appendue à la face dorsale du lobe, l'autre dressée sur la face ventrale. Les plexus médians sont naturellement plus développés que les plexus situés latéralement, dans les angles du lobe, où la série dorsale et la série ventrale ont tendance à confluer. Typiquement, chacun d'eux comporte un gros capillaire en forme de boucle, suivant le bord de la cloison, et des capillaires d'un diamètre inférieur, tendus à l'intérieur de cette espèce de cadre. Cette disposition est représentée dans le schéma de la figure 61. L'existence de cloisons dorsales et ventrales mais non latérales, est assez évidente dans la figure 23. Les différences de diamètre des capillaires du lobe sont également caractéristiques du plexus superficiel, dans lequel la même hiérarchie peut être observée facilement. La ramification du réseau est donc du *type collatéral.*

Dans le lobe ventral, les capillaires sont relativement fins et dessinent des mailles serrées, qui épousent la forme des replis de l'épithélium glandulaire : mailles arrondies autour des cryptes, réseaux orientés le long des plis. L'ensemble a un aspect sinueux et une orientation indéfinie, car, contrairement à ce qui se passe dans les autres régions, les entrées et les sorties circulatoires sont disséminées sur toute la surface du lobe

4) CIRCULATION DU SANG

L'étude de la circulation sanguine dans le complexe hypophysaire de la roussette vivante permet de préciser le sens des courants et d'apprécier leurs importances relatives. On observe dans chacune des régions une circulation locale qui présente des caractères propres.

De part et d'autre de la tête du lobe antérieur, on aperçoit à peine le courant des artères et artérioles hypothalamiques inférieures, tant sa vitesse est grande. Dans les capillaires fins du plexus libre, le sang ne forme nullement un courant important, convergeant rapidement vers le lobe et susceptible d'expliquer le courant assez fort, d'une vitesse modérée, qui traverse sa tête. Il faut supposer que les artérioles se rapprochent assez des limites du lobe pour que le sang y parvienne d'une manière assez directe, ce que confirme l'étude anatomique. Il faut tenir compte aussi des apports en provenance de la face dorsale, en particulier ceux des capillaires veineux atteignant la lame tubérale.

Contrairement à la tête du lobe, la queue possède une irrigation qui découle entièrement des vaisseaux portes glomérulaires, comme on peut l'observer de la manière que nous avons indiquée. On constate que le courant, à l'intérieur des capillaires superficiels du lobe, est dirigé obliquement. S'il n'est pas toujours facile de voir la limite entre

la queue et la tête du lobe antérieur sur les préparations fixées, la distinction est aisée sur le matériel vivant. Les deux régions du lobe antérieur sont bien irriguées *en parallèle*.

Le courant circulatoire qui traverse les veines afférentes latérales et leurs ramifications sur la tige est impressionnant à la fois par sa vitesse presque artérielle et par le volume de ces vaisseaux à paroi mince. Ce courant est d'un ordre de grandeur très supérieur à celui des vaisseaux portes, assez lent, et nous en tirerons argument pour achever notre démonstration : du point de vue physiologique, chez la Roussette, les capillaires portes allant dans le lobe neuro-intermédiaire ne peuvent pas avoir le moindre rôle, puisque leur faible courant circulatoire se trouve balayé par le torrent sanguin des afférences veineuses latérales, qui représente pratiquement la seule irrigation du lobe. Les vaisseaux portes postérieurs peuvent être considérés, chez la Roussette, comme des *rudiments embryologiques*.

Nous avons pu observer la circulation dans les veines du lobe ventral et dans certains capillaires visibles à travers le cartilage fraisé. Ces observations confirment, s'il en est encore besoin, que le lobe est vascularisé indépendamment de la portion juxta-neurale. Si un capillaire franchit, dans certains cas, la capsule fibreuse du lobe, suivant le pédoncule interhypophysaire, on peut considérer comme négligeables les relations vasculaires entre la queue du lobe antérieur, donc les glomérules, et le lobe ventral.

III. STRUCTURE DES SYSTÈMES NEUROSÉCRÉTOIRES ET DU SAC VASCULAIRE.

Les constituants nerveux du système hypothalamo-hypophysaire

Le *système préoptique* est connu depuis 1952 (Scharrer, Mazzi), mais ses *terminaisons* dans le complexe hypophysaire étaient inconnues. Il ne suffisait pas de suivre les fibres Gomori-positives jusque dans le lobe neuro-intermédiaire. Il fallait savoir si les terminaisons se situaient sur les cellules intermédiaires ou sur les capillaires, ou bien sur les deux à la fois. Nous avons montré avec Follenius et Porte (1962) qu'il y avait aussi des terminaisons sur les capillaires glomérulaires, comme on l'avait supposé d'après certaines images histologiques (observations de Bugnon et Mme Lenys, entre autres).

Le système neurosécrétoire qui comprend, chez les Téléostéens (du moins certains d'entre eux), le noyau latéral du tuber et les neurites qui en procèdent pour transporter vers la méso-adénohypophyse un neurosécrétat Gomori-négatif, acidophile, n'avait jamais été décrit chez les Elasmobranches. La question se pose d'ailleurs de savoir si des systèmes neurosécrétoires peu évidents histologiquement, comme celui-

ci, peuvent se rencontrer en dehors des Vertébrés Pisciformes. Nous avons montré, en effet, que la Roussette a un *système neurosécrétoire tubéral,* sur lequel nous avons encore peu d'informations, car son étude exige l'emploi du microscope électronique, moyen dont nous ne disposons que depuis peu de temps (Mellinger, 1962 a).

En ce qui concerne le *sac vasculaire,* nous renvoyons à notre travail sur les Téléostéens (Mellinger, 1960 d) pour ce qui est des considérations générales. Nous l'étudierons seulement ici en tant que partie du complexe hypophysaire, puisqu'il paraît impossible de l'en dissocier chez les Elasmobranches.

1) LE SYSTÈME NEUROSÉCRÉTOIRE PRÉOPTICO-HYPOPHYSAIRE

A - LE NOYAU PRÉOPTIQUE

Mazzi a décrit en détail les différents aspects que prennent les neurones neurosécréteurs préoptiques, en leur appliquant les techniques de Feulgen, de Brachet, la coloration à l'AF, etc. Lorsque le cytoplasme est chargé de granules, la substance tigroïde est peu abondante. Quand la neurosécrétat est rare, elle est au contraire bien développée sous la forme de corps de Nissl. Dans certains neurones, Mazzi observe des vacuoles périphériques, dont les parois seraient le lieu d'apparition des granules neurosécrétés, dans la phase initiale de ce qu'il considère comme un *cycle sécrétoire* des neurones glandulaires.

Nous avons étudié les corps de Nissl de ces éléments chez de nombreuses roussettes de Wimereux, à l'aide de la technique au vert de méthyle – pyronine de Kurnick. Les variations de ces organites ne nous ont pas paru très grandes. Dans tous les neurones, on observe quelques corps pyroninophiles allongés, dans le cytoplasme cortical. Ils sont d'ailleurs refoulés vers les extrémités de la cellule en raison de la forme étirée du corps cellulaire.

Des vacuoles corticales sont apparues dans certaines de nos préparations. On les connaît chez d'autres Vertébrés, où elles ont pu être regardées comme caractéristiques des neurones neurosécréteurs. Dans notre matériel, nous pensons qu'il s'agissait plutôt d'artefacts de décollement sous l'effet du fixateur picrique. Elles n'apparaissent pas après fixation osmique. Nous n'excluons cependant pas que cet artefact puisse représenter parfois le gonflement de citernes ergastoplasmiques.

La description du noyau a déjà été faite dans le premier chapitre. Les figures 62 et 63 en donnent l'aspect en coupe longitudinale, après coloration au bleu alcian. La majorité des cellules sont orientées dans le sens antéro-postérieur. Mais il n'a pas été possible de savoir pourquoi le départ de leurs prolongements a lieu indifféremment vers l'avant ou vers l'arrière. Des trajets neurosécrétoires sont disséminés un peu partout dans les régions du cerveau entourant le noyau. Les traces abondent particulièrement en avant et juste en arrière. On trouve assez constamment des trajets dans les parois latérales du récessus

préoptique et dans les intervalles des fascicules des tractus optiques, par où ils semblent gagner l'hypophyse après un détour plus ou moins long. Nous n'affirmerons pas l'existence de *voies extra-hypothalamo-hypophysaires,* mais nous dirons, en attendant de nouvelles informations, qu'il s'agit vraisemblablement d'une tendance des prolongements crinophores à errer dans le neuropile.

Il convient de discuter la nature des prolongements véhiculant le neurosécrétat. Ils ont en effet l'apparence de dendrites : grand diamètre, absence de délimitation nette au départ du soma. Suivant l'usage, nous les désignerons par le terme de *neurites* ou *axones,* en raison de leur grande longueur et de l'absence d'axone véritable dans ces neurones. On a suggéré qu'il s'agissait de cellules nerveuses peu évoluées, dans lesquelles la distinction entre les deux sortes de prolongements cellulaires ne serait pas faite.

Contrairement à ce qui se passe chez d'autres Vertébrés, la densité du réseau capillaire n'augmente pas au niveau du noyau préoptique, et les relations entre les capillaires et les cellules glandulaires ne sont pas étroites. Certains neurones montrent pourtant des contacts intimes avec les collecteurs veineux longitudinaux déjà mentionnés (fig. 62). Ces vaisseaux apparaissent constamment en arrière de chaque moitié du noyau, dans les coupes longitudinales. Les derniers neurones sont appliqués sur la paroi des collecteurs et envoient leurs prolongements crinophores dans la direction opposée. Il pourrait donc se produire une *excrétion hémocrine centrale* du neurosécrétat.

La charge des cellules varie beaucoup. Il nous a été impossible de reconnaître l'existence de changements saisonniers ou individuels cohérents de la quantité de neurosécrétat. Dans tout noyau, il y a des péricaryons pratiquement vides et des péricaryons bourrés de neurosécrétat (fig. 63). Les éléments modérément remplis ont l'aspect considéré comme typique, c'est-à-dire un cytoplasme divisé en *deux régions,* une *externe* riche et une *interne* pauvre en substance Gomori-positive. Celle-ci s'accumule donc dans l'espace occupé par le Nissl quand elle n'est pas surabondante.

Au microscope électronique, on retrouve les mêmes variations de structures. Quand on observe un neurone dont le cytoplasme est différencié en deux couches concentriques, on constate qu'elles ne contiennent pas les mêmes organites. La zone interne est occupée par des *formations golgiennes* très développées, représentées sous les trois aspects classiques : citernes, empilements de sacs aplatis, petites vésicules à paroi dense. La taille des citernes et des vésicules varie de manière continue, et tous les intermédiaires paraissent exister entre les trois types de structure. De *grandes vésicules* renferment fréquemment une substance floconneuse peu dense (fig. 64). Les *mitochondries,* munies de crêtes transversales, sont également rassemblées dans la zone interne. Enfin, on y trouve des *granules de neurosécrétat,* formés d'une masse sphérique dense, entourée d'une membrane vésiculaire. Leur diamètre réel est généralement compris entre 150 et 200 millimicrons;

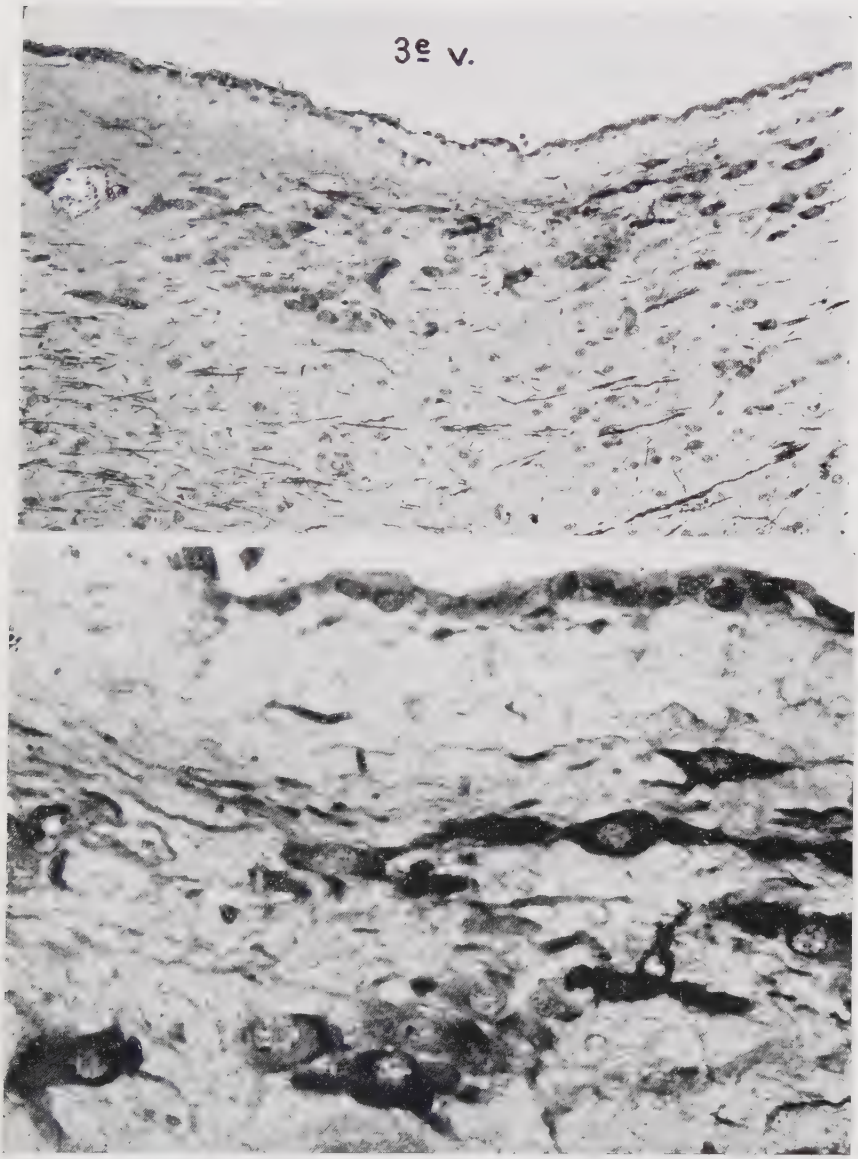
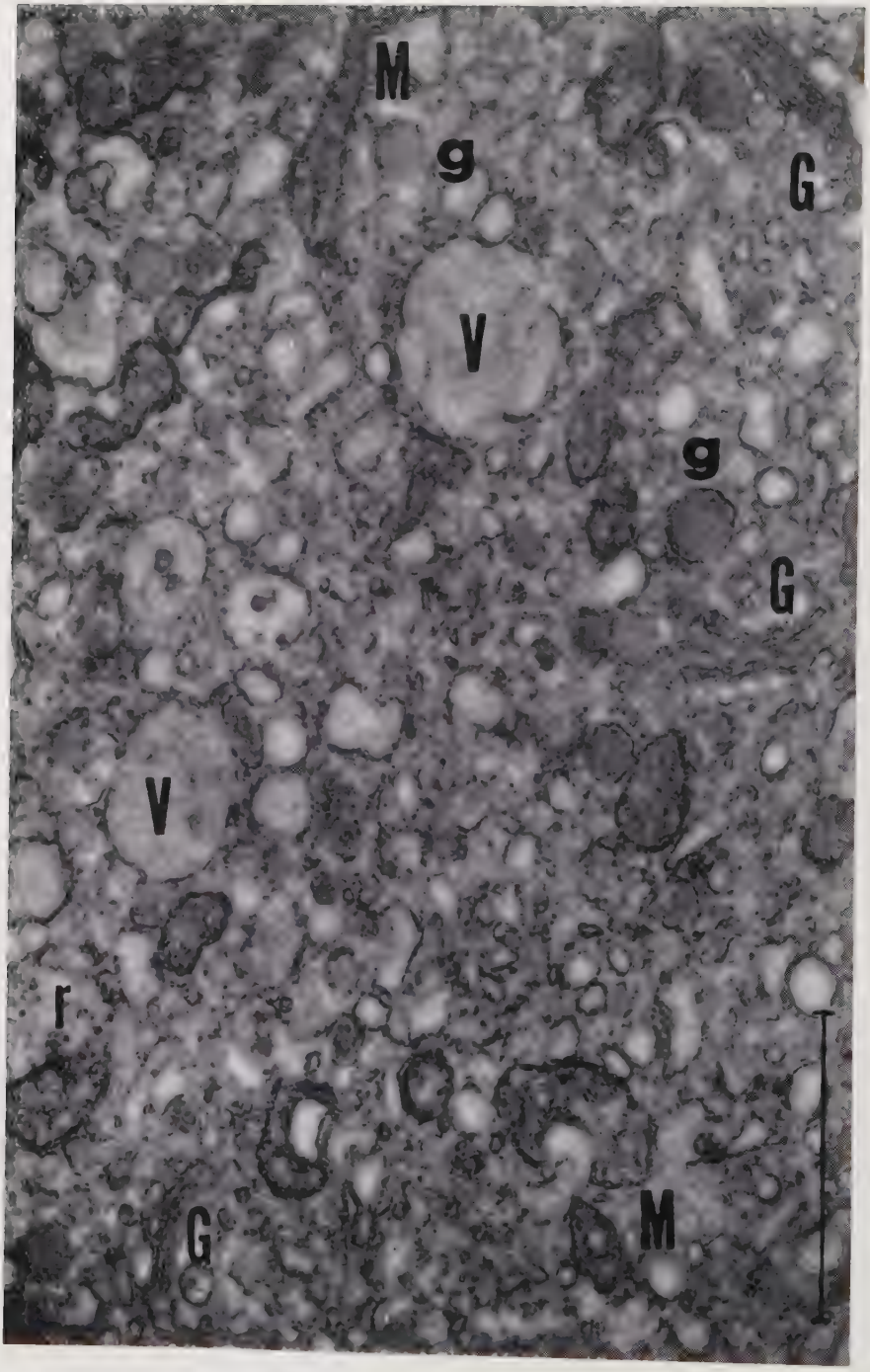


Fig. 62 - Coupe longitudinale dans la région préoptique, montrant une des parties symétriques du noyau neurosécréteur; bleu alcian - érythrosine.

Fig. 63 - Détail de la même coupe. Aspect de neurones chargés de neurosécrétat colorable par le bleu alcian après oxydation permanganique.


M
g
G
V
g
G
V
r
G
M

quelques-uns dépassent ces limites. Le maximum se situe aux environs de 180 millimicrons. Mais nous avons obtenu pour quelques neurones des valeurs inférieures à 150 millimicrons. Les diamètres se distribuent alors, pour la plupart, entre 100 et 150, avec un maximum aux environs de 130 millimicrons. La population des granules d'une même cellule est homogène

La zone extérieure du cytoplasme est occupée par un système de *citernes ergastoplasmiques,* orientées parallèlement à la membrane cellulaire. Elles séparent des travées de cytoplasme assez dense, riche en structures membranaires fines et en *grains de Palade.* On y trouve aussi des granules de neurosécrétat, particulièrement nombreux à la périphérie.

Jamais la distinction entre ces deux zones ne nous est apparue nettement tranchée. La majorité des neurones observés possédaient un cytoplasme homogène, dont l'apparence était ou claire ou sombre. Dans les *neurones clairs,* la matrice cytoplasmique est transparente, peu chargée de structures fines. Tous les organites décrits dans la zone golgienne y sont présents, mais les granules sont peu nombreux; on note qu'ils se localisent de préférence dans le voisinage des empilements golgiens. Dans les *neurones sombres,* les granules sont plus abondants et disséminés dans tout le cytoplasme. La densité optique provient essentiellement d'une condensation de tous les organites. Le fond cytoplasmique est plus opaque; il est riche en petites vésicules et en grains de Palade. De nombreuses vésicules dilatées présentent un contenu grisâtre.

Les aspects cytologiques des neurones glandulaires ne peuvent être interprétés, à ce stade préliminaire de nos recherches en microscopie électronique, dans un sens physiologique. Il faudra donc perfectionner nos techniques et multiplier les observations. Cette remarque est valable également pour toutes les observations faites par cette méthode que nous présenterons ici. Mais elles apportent à notre thèse certaines assurances que les méthodes histologiques ne pouvaient lui procurer. Dans notre étude, la connaissance du diamètre des granules est d'un secours inappréciable, puisque ce diamètre est caractéristique de chaque type d'élément neurosécrétoire et permet de le reconnaître.

B - LE FAISCEAU PRÉOPTICO-HYPOPHYSAIRE

Chez la Roussette, la *voie neurosécrétoire* préoptico-hypophysaire n'est pas continuellement visible dans les coupes. Des trajets colorables nombreux et fins marquent le départ des deux faisceaux en arrière de chacune des moitiés du noyau, dans le neuropile sous-épendymaire. Puis on ne trouve plus que des traces éparses de ce tractus. On peut mettre en cause, semble-t-il, à la fois une diminution du contenu des

Fig. 64 - Cytoplasme d'un neurone préoptique. - Microscope électronique, 41. 250 x. - V = vésicules à contenu dense.

axones en neurosécrétat et la dispersion de ces axones. La voie neurosécrétoire réapparaît progressivement en arrière de la décussation des tractus du pallium. A cet endroit, on voit se concentrer peu à peu des axones neurosécrétoires amyéliniques en un faisceau impair, qui progresse dans la direction de la tige pituitaire et aboutit dans les digitations nerveuses du lobe neuro-intermédiaire.

Dans un cas (n° 324), la paroi dorsale de la queue du lobe antérieur, qui avait subi la différenciation histologique caractéristique du lobe neuro-intermédiaire, recevait un faisceau de fibres neurosécrétoires qui franchissait la limite des deux lobes. Un autre cas particulier présentait des fibres alcian-positives non douteuses qui s'échappaient du lobe neuro-intermédiaire près du ligament hypophysaire pour s'en aller dans le tissu fibreux environnant (n° 329).

Mais, partout ailleurs, le neurosécrétat colorable dans les coupes histologiques ne pénétrait pas dans les autres lobes et ne sortait pas du lobe neuro-intermédiaire, localisation que la microscopie électronique a confirmée.

La figure 65 montre la région dans laquelle le faisceau est le plus net, à l'entrée de la tige. C'est là que se constituent des masses arrondies de neurosécrétat par accumulation dans les fibres. On peut les désigner sous le nom de *corps de Herring,* pris dans un sens large. Les raisons de ces accumulations de granules neurosécrétés sont encore obscures, de même que leur mécanisme. Un *engorgement* des tubes nerveux véhiculant les granules se produirait vers la fin de la voie. Une coloration au bleu de méthasol-érythrosine (fig. 66) montre qu'il s'agit souvent d'*axones myélinisés.* Nous avons suivi ce type d'axones dans tout le lobe neuro-intermédiaire grâce à l'électivité de la coloration myélinique. Au microscope électronique, on compte jusqu'à 25 couches de myéline dans les gaines, d'ailleurs très irrégulièrement dilatées, variqueuses. Les granules serrés des corps de Herring sont les mêmes que ceux des péricaryons préoptiques. Plus précisément, ils sont du type 150-200 millimicrons, avec un maximum vers 180 millimicrons. Ceci appuie donc la thèse, déjà exprimée dans le chapitre I, que les fibres amyéliniques et myéliniques visibles dans cette région sont des prolongements issus des neurones préoptiques, apparemment équivalents, transportant le même neurosécrétat. Sous réserve que des recherches plus précises ou des tests chimiques permettent un jour d'effectuer des distinctions. Il se peut que les fibres myéliniques existent déjà au départ du noyau; mais nous n'en avons pas vu une seule. On peut interpréter ces faits de deux manières : 1) toutes les gaines existent dès le départ, mais la rareté du neurosécrétat ne permet pas de reconnaître ces fibres parmi les autres fibres myéliniques qui passent dans la région préoptique; 2) la gaine de myéline ne se forme qu'en fin de parcours. La présence des gaines est d'autre part un argument pour identifier les fibres neurosécrétoires à des axones.

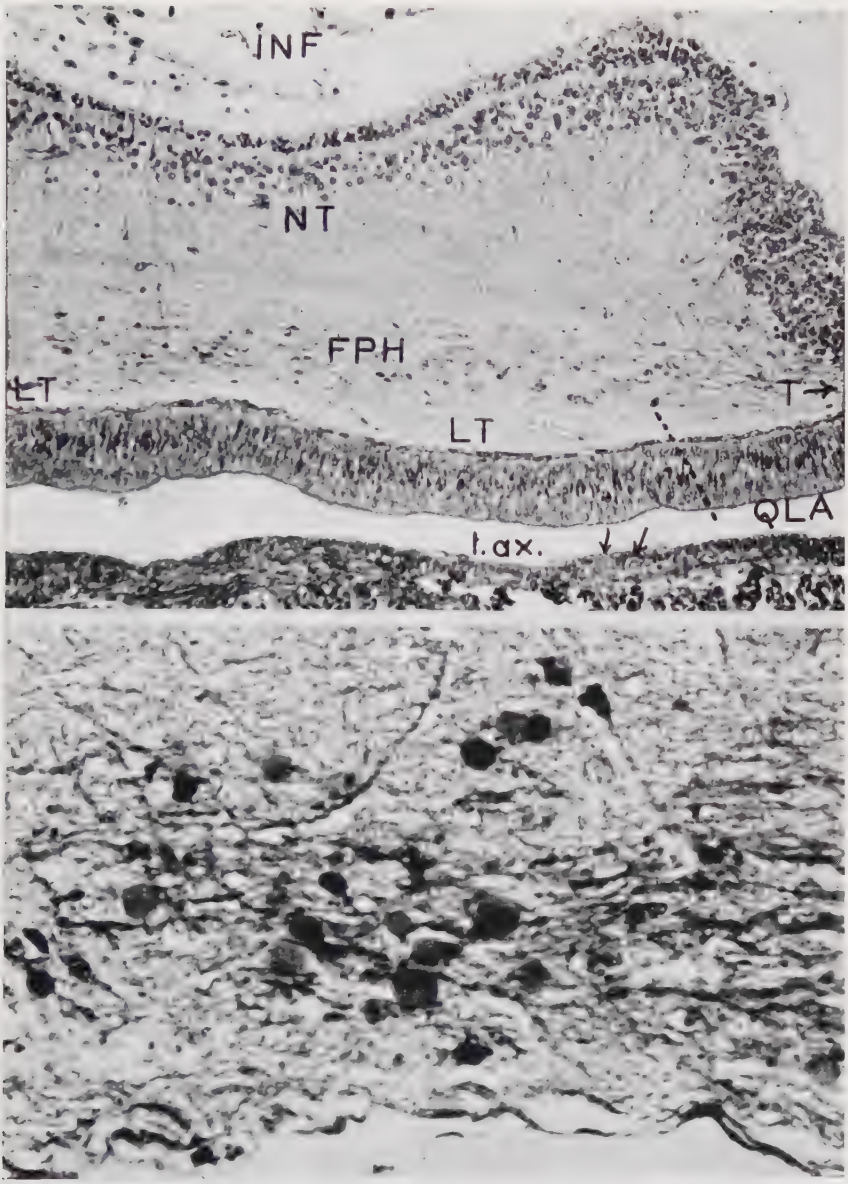
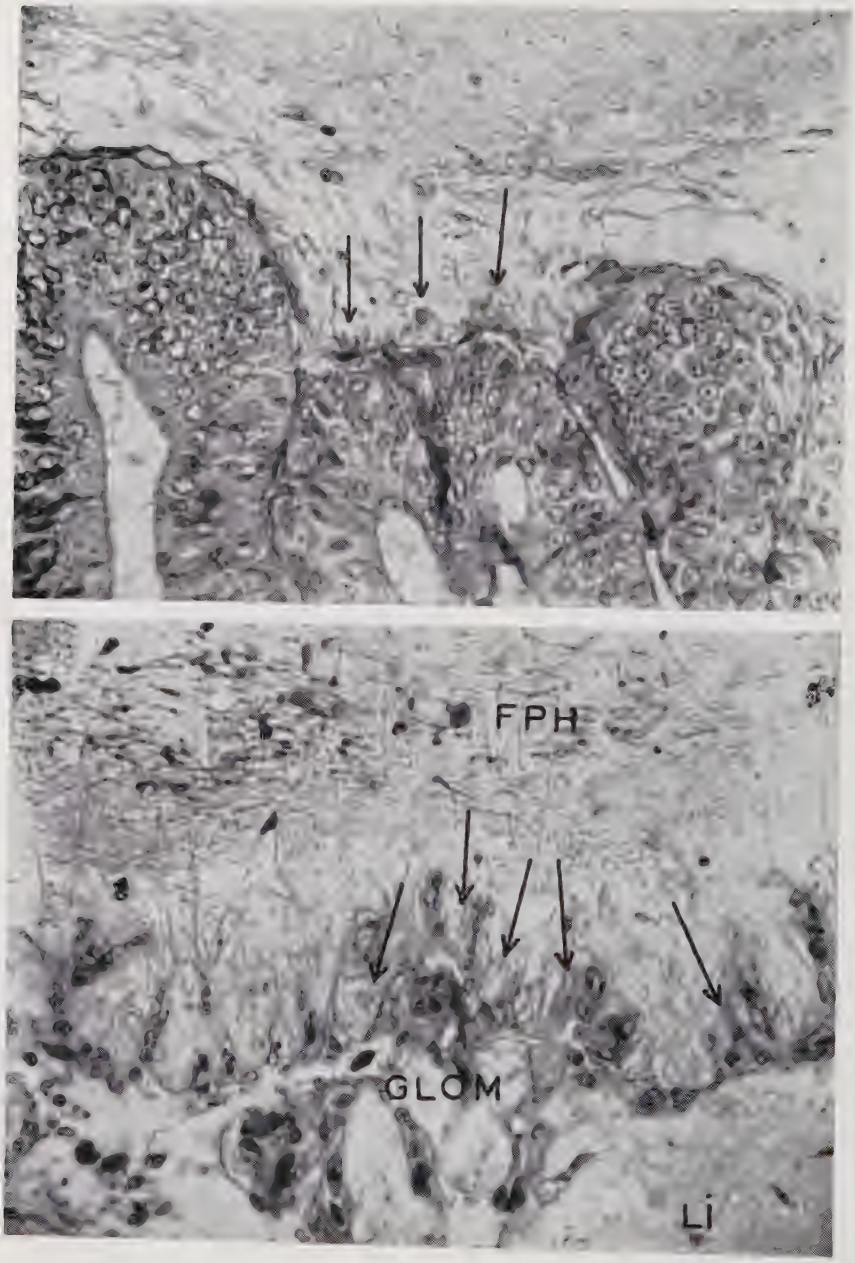


Fig. 65 - Coupe sagittale dans l'éminence médiane postérieure, au niveau du raphé du lobe antérieur. - Bleu de méthasol - érythrosine. - t. ax. = tissu axial, avec cellules géantes (flèches).

Fig. 66 - Détail, pris dans une coupe voisine. - Dans la préparation, les corps de Herring, colorés en rouge, étaient entourés généralement par une gaine de myéline bleue.


FPH
GLOM
LI

C - LES TERMINAISONS PROXIMALES

Chez certaines Roussettes, comme par exemple le n° 89 dont sont tirées les figures 67 et 68, la zone de contact entre le lobe antérieur et l'hypothalamus renferme de nombreuses masses colorables par le bleu alcian après oxydation permanganique, et aussi par l'hématoxyline de Gomori, par l'aldéhyde-fuchsine, comme le neurosécrétat préoptique. Des amas du même type peuvent être rencontrés chez presque toutes les roussettes, mais on les prendrait alors volontiers pour des artefacts sans importance, ce que nous avons longtemps cru. Contrairement à ce qui est connu chez les Oiseaux, par exemple, cette zone de contact proximale entre la glande et le cerveau n'est pas un lieu d'accumulation très évidente du neurosécrétat. On y reconnaît une couche de *tissu lacuneux,* clair, traversé par des prolongements des cellules épendymaires se terminant sur la limitante externe par des *pieds.* Les trajets neurosécrétoires y sont rares.

Les mêmes remarques sont valables pour la zone de contact entre les glomérules et la région postérieure du lobe médian de l'hypothalamus (fig. 59 et 68), à la face interne des glomérules. Ainsi que l'avait décrit Mme Legait (1957), le faisceau neurosécrétoire y prend la forme d'un fer-à-cheval. Sur la figure 59, on remarquera que la densité du faisceau est maximum en face de la zone de contact neuro-glomérulaire, mais que le tissu lacuneux sépare très nettement le neurosécrétat des capillaires spéciaux. Par contre, il n'y a pas de condensation particulière du faisceau en face des capillaires passant dans le raphé du lobe antérieur (vaisseaux portes).

En consultant de nouveau la série de coupes transversales (fig. 18-20), dans laquelle l'extension du tissu lacuneux est figurée, on verra que les deux régions sont en continuité. L'épaisseur de la couche lacuneuse augmente, en avant, dans le fond des plis que déterminent les follicules de la tête du lobe (fig. 67).

Au microscope électronique, en collaboration avec Follenius et Porte, nous avons pu interpréter ces images histologiques ainsi. Le tissu lacuneux correspond à des prolongements protoplasmiques de nature névroglique extrêmement dilatés, renfermant un cytoplasme pauvre en organites, d'une densité très faible aux électrons. Ces *citernes névrogliques,* d'origine inconnue, séparent des axones neurosécrétoires dirigés vers les capillaires. Comme le prouve l'étude parallèle de cou-

Fig. 67 - Coupe longitudinale dans la zone de contact neuro-glandulaire de l'éminence médiane antérieure. - Bleu alcian - érythrosine. - Masses alcian-positives contre la basale (flèches), dans la zone lacuneuse, à l'intérieur d'une sorte de digitation nerveuse pénétrant légèrement dans la tête du lobe antérieur.

Fig. 68 - Coupe longitudinale dans l'éminence médiane postérieure, passant à travers un glomérule (cf. fig. 69). - Le faisceau FPH passe à distance. - Terminaisons alcian-positives, difficilement visibles, dans la zone lacuneuse (flèches). - Festonnement de la surface cérébrale par le plexus capillaire incrusté.

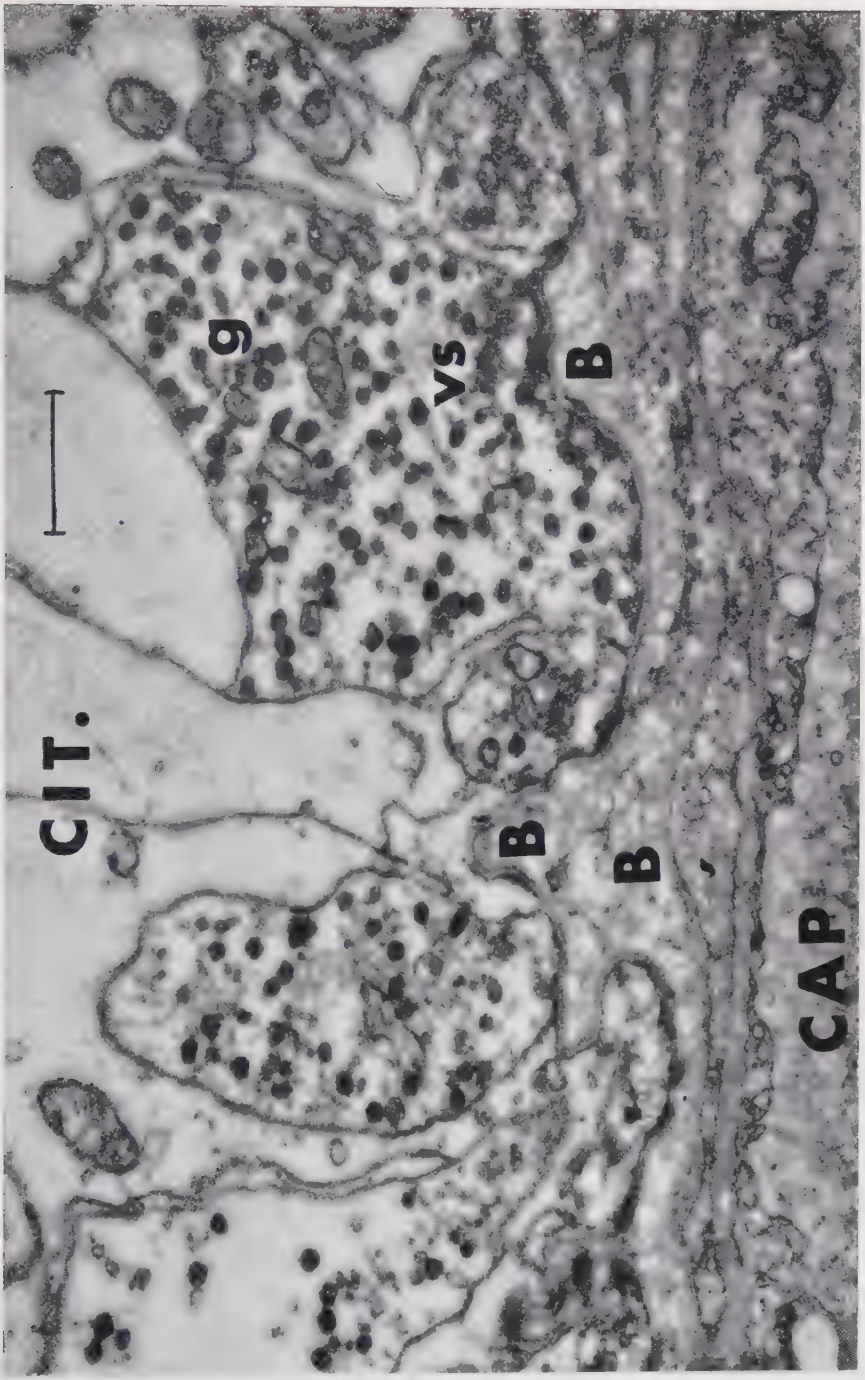
pes semi-fines (1-2 microns) colorées par le bleu alcian, ces fibres neurosécrétoires sont les mêmes que celles observées dans les coupes à la paraffine, car elles se colorent en bleu. Les amas bleus correspondent aux *boutons terminaux* de ces fibres ou bien, parfois, à de petites accumulations de Herring. Les boutons terminaux sont en effet nombreux sur la membrane basale limitant le tissu nerveux, sur la face interne des glomérules. Nous n'en avons pas encore observé au contact de la lame tubérale, mais la similitude des aspects histologiques fait prévoir qu'ils existent également à ce niveau.

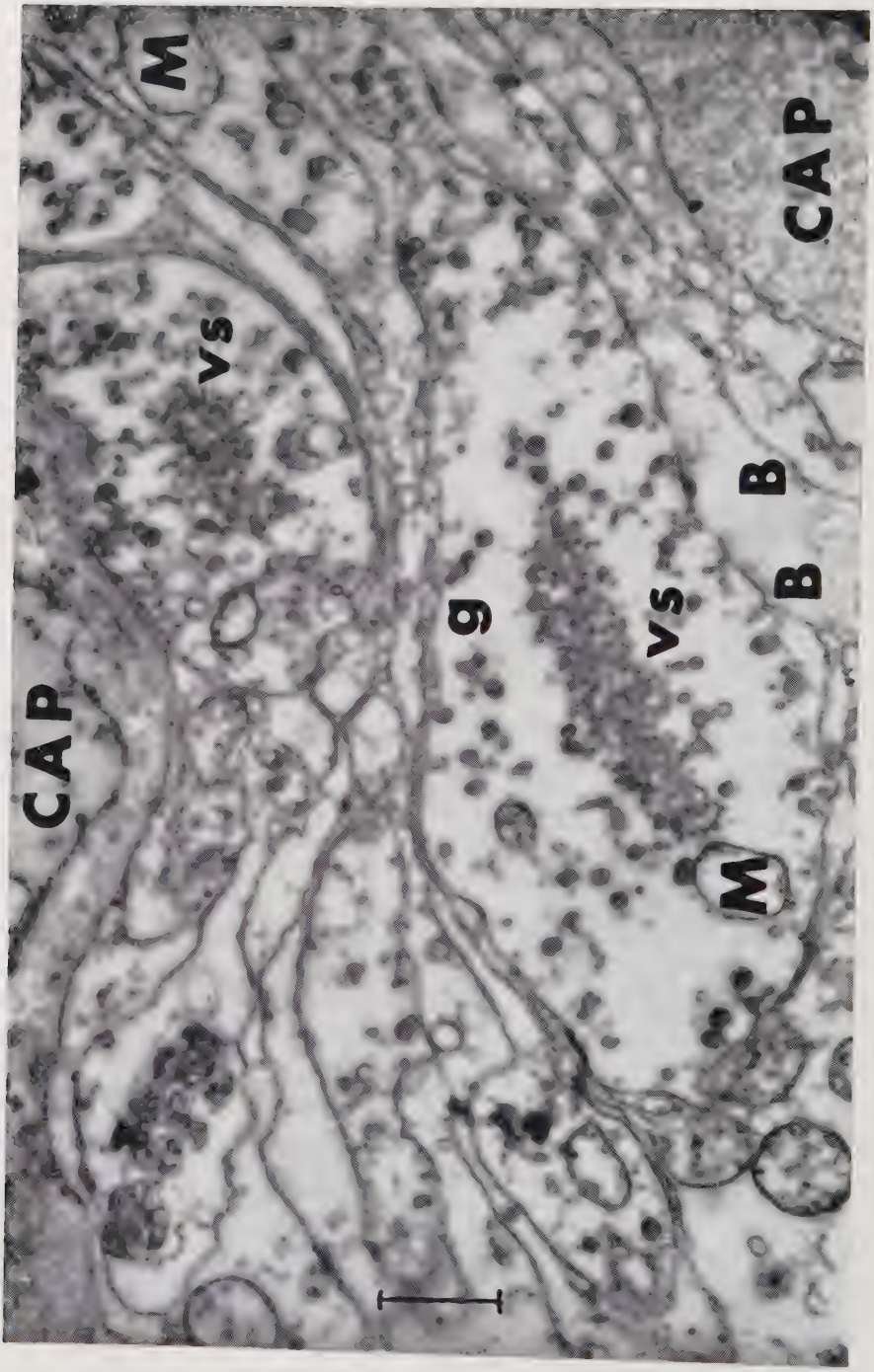
Dans la zone de contact glomérulaire, la *limitante nerveuse* apparaît (fig. 69 et 70) comme un mince précipité dense, parallèle aux membranes cellulaires bordantes. Parfois, elle est épaissie et plissée. Au delà s'étend un *espace conjonctif* contenant une substance fondamentale floconneuse, des fibres collagènes et quelques cellules. Puis on observe une *deuxième basale,* sur laquelle repose *l'endothélium capillaire,* souvent réduit à une couche de cytoplasme mince. Les boutons terminaux insérés sur la basale neurale contiennent *tous* des granules de neurosécrétat dispersés, quelques mitochondries et des vésicules de petite taille. Les vésicules sont généralement rassemblées (fig. 70) en un « nuage » dont le grand axe est parallèle à la basale. Souvent, des amas de vésicules ou de petits groupes de vésicules se trouvent au contact de la région de la membrane située en face de la basale. Cette région est encroûtée par une matière dense, déposée sur sa face interne de place en place, comme dans les « barres terminales » *(terminal bars)* A ce niveau, nombreuses sont les vésicules qui se rapprochent de la membrane jusqu'à s'y souder.

Cette structure ressemble tout à fait à celle des synapses. Nous avons donc affaire à des *terminaisons neurosécrétoires,* au niveau desquelles doit se produire une lyse des granules et une émission des produits hormonaux ainsi obtenus dans le sang. Le pôle sécréteur du neurone préoptique se présente donc comme une « synapse neurosécrétoire » Les petites vésicules denses sont comparables aux « *vésicules synaptiques* ». Elles mesurent moins de 50 millimicrons (environ 40 millimicrons). Nous les avons rencontrées dans beaucoup de sections de fibres nerveuses, par exemple dans les alentours du noyau préoptique, et leur rassemblement en « nuages » ne caractérise sans doute pas absolument les synapses.

A première vue, tous les granules des terminaisons glomérulaires et des axones passant dans le tissu lacuneux sont du même type, si l'on considère leur taille. Les mesures effectuées ont donné généralement une valeur du diamètre oscillant autour de 140 millimicrons. Dans nos coupes, la taille de ces granules était en tout cas constamment plus

Fig. 69 - Terminaisons neurosécrétoires sur les capillaires glomérulaires. - Noter l'absence d'une interposition de la névroglie entre la terminaison et la basale neurale. - CIT. = citernes névrogliques (prolongements névrogliques très dilatés). - M. E., 19 250 x.


CIT.
g
VS
B
B
B
CAP.


M
CAP
vs
g
vs
M
B
B
CAP

faible que celle des granules observés dans les corps de Herring, dans le faisceau préoptico-hypophysaire et dans la plupart des neurones préoptiques, mais toutefois très voisine de celle que possédaient les granules neurosécrétoires dans les quelques *neurones préoptiques particuliers,* signalés plus haut (environ 130 millimicrons). Il faut songer, de plus, que des variations de ce diamètre peuvent se produire au cours du transport vers les terminaisons. Ainsi, chez le Crapaud, Gerschenfeld, Tramezzani et De Robertis (1960) ont noté une diminution brusque, de 130-150 millimicrons à 115 millimicrons, quand le granule passe des fibres dans les terminaisons de la posthypophyse. Dans des études plus spécialisées que la nôtre, il conviendra de décider :

1) s'il existe *deux sortes* de neurones et de fibres neurosécrétoires préoptiques distinctes, les uns avec des granules de 180 millimicrons, les autres avec des granules de 130-140 millimicrons seulement;

2) si une *décroissance progressive* des granules a lieu, de 180 à 140 millimicrons, quand on passe des fibres du faisceau neurosécrétoire aux boutons terminaux glomérulaires.

Nous n'avons pas d'informations complètes sur la distribution des terminaisons et leur variété éventuelle dans toute la région médio-ventrale de l'hypothalamus. A en juger d'après leurs réactions histochimiques, les terminaisons alcian-positives appartiennent au système préoptique. Elles sont répandues sur toute la surface du plexus capillaire périneural, donc en rapport avec le lobe antérieur de l'hypophyse, soit directement (plexus intercalaire), soit indirectement (plexus libre, glomérules). *Ceci nous autorise à homologuer toute cette région du lobe médian de l'hypothalamus à l'éminence médiane des Vertébrés Tétrapodes.* Aussi parlerons-nous désormais d'une *éminence médiane* au lieu d'un *lobe médian.* La zone traversée par le faisceau correspond à la *couche fibrillaire,* la zone occupée par le tissu lacuneux et par les terminaisons neurosécrétoires correspond à la *couche glandulaire* de l'éminence médiane des Tétrapodes. Dans le sens de la longueur, on peut subdiviser l'éminence médiane de la Roussette en deux régions :

1) l'*éminence médiane antérieure,* qui domine la tête du lobe antérieur,

2) l'*éminence médiane postérieure,* située entre les glomérules, qui commande la queue du lobe antérieur.

D - LES TERMINAISONS DISTALES

Dans les coupes histologiques, on n'observe presque jamais de contacts directs entre les fibres neurosécrétoires préoptiques et les capillaires du lobe neuro-intermédiaire, alors que les cellules les plus inter-

Fig. 70 - Terminaisons neurosécrétoires semblables à celles de la fig. 69, mais le « nuage » de microvésicules est ici bien visible. - M. E., 16 000 x.

nes du pseudo-épithélium intermédiaire sont environnées de fibres et de corps de Herring de toutes parts. A côté de ces fibres bien colorables, nous avons également vu chez la Roussette des faisceaux de grosses fibres rectilignes, que nous identifions comme des prolongements d'épendymocytes. Ces constituants névrogliques du lobe ont été décrits par Horstmann (1954) chez la Torpille, à l'aide des méthodes spéciales employées pour mettre en évidence la névroglie.

Au microscope électronique, sur la membrane basale limitant le tissu glandulaire du côté des capillaires, on distingue des *pieds névrogliques* remplis de mitochondries et *quelques terminaisons neurosécrétoires* contenant des granules de 180 millimicrons environ, comme les corps de Herring de l'éminence médiane postérieure. On y observe un « nuage » de microvésicules. Mais, ainsi que le suggère l'histologie ordinaire, ces terminaisons neurosécrétoires sont peu répandues.

Parmi les cellules intermédiaires, on voit passer des fibres neurosécrétoires du même type, isolées ou groupées en petits faisceaux. Souvent (fig. 71), elles renferment des amas de microvésicules très développés et présentent au contact direct des cellules glandulaires des encroûtements et des bouquets de microvésicules tout à fait semblables à celles des membranes synaptiques : *la cellule intermédiaire possède donc une innervation directe.*

Dans le lobe neuro-intermédiaire de la Roussette, il existe donc deux sortes de terminaisons :

1) des terminaisons distales comparables à celles du lobe nerveux des Tétrapodes;

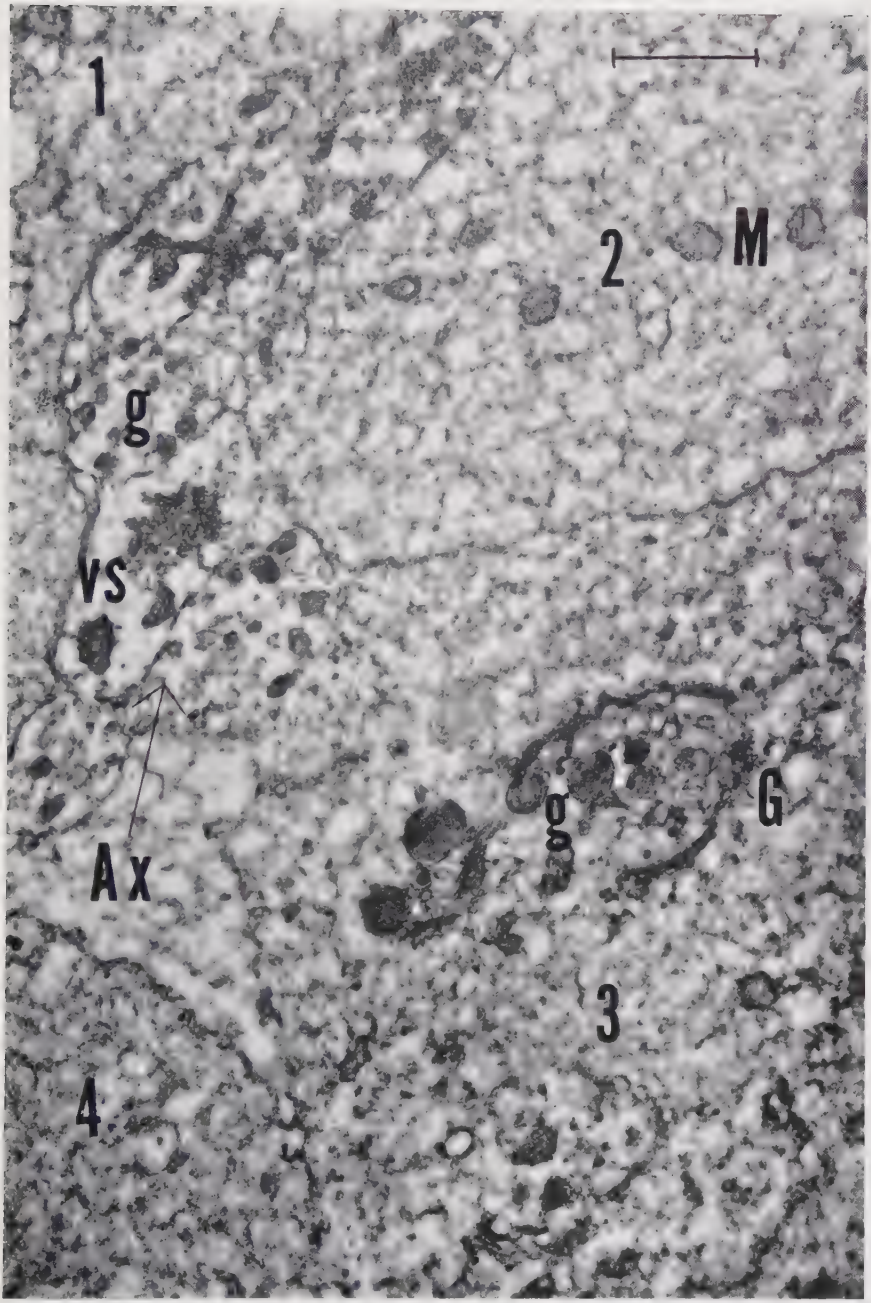
2) des terminaisons distales neurosécrétoires appliquées *directement* sur les cellules intermédiaires, sans interposition d'une membrane basale, type qui prédomine largement chez la Roussette.

2) SYSTÈME NEUROSÉCRÉTOIRE TUBÉRAL

A - LE NOYAU DU TUBER

Nous avons défini le noyau du tuber, impair, situé dans la région sous-épendymaire de l'éminence médiane. Au microscope ordinaire, les neurones qui le constituent ne montrent aucun signe d'activité sécrétoire : aucun produit, acidophile ou autre, dans le cytoplasme, aucun polymorphisme nucléaire, et des corps de Nissl qui n'ont rien de particulier. Tout au plus pouvons-nous mentionner l'observation exceptionnelle de cellules à contenu PAS-positif, que nous considérons comme étant en « neuronolyse physiologique ».

Fig. 71 - Série de terminaisons neurosécrétoires préoptiques au milieu de plusieurs (1, 2, 3, 4) cellules glandulaires intermédiaires, au cytoplasme floconneux. - A droite, un dictyosome (G) avec des granules à différents stades de la croissance. - M. E., 19 250 x.



9 *L'Appareil Hypophysaire de la Roussette*

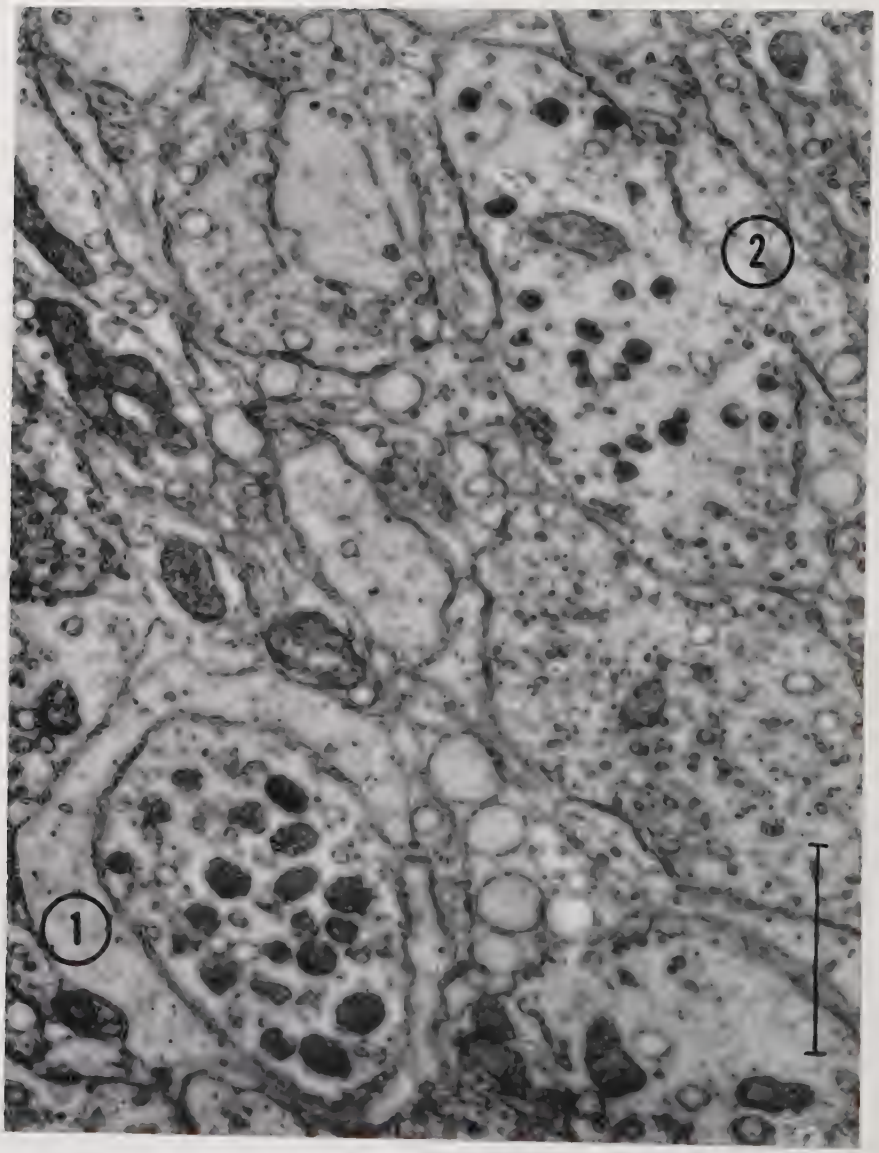
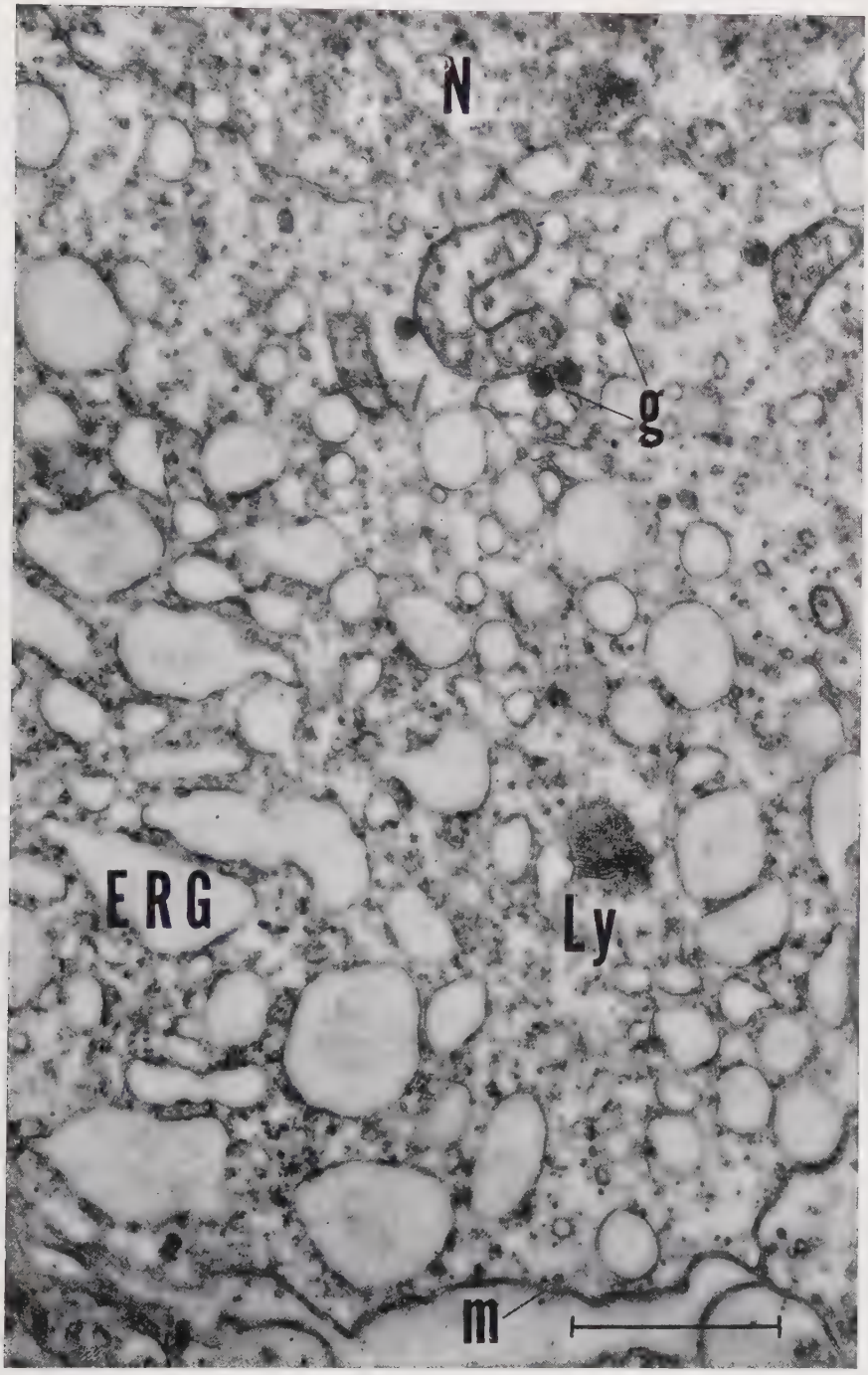


Fig. 72 - Eminence médiane postérieure. - Deux sections de fibres neurosécrétoires voisines : 1 = fibre préoptique, à gros granules; 2 = fibre tubérale, à petits granules. - M. E., 27 500 x.

Fig. 73 - Neurone neurosécréteur tubéral (partie), pauvre en granules : on en compte 5 seulement. - Ergastoplasme périphérique, à gauche. - m = membrane cytoplasmique. - M. E., 27 500 x.


N
g
ERG
Ly
m

Nous avons été surpris de constater, au microscope électronique, la présence de *granules de sécrétat* dans ces éléments. Ce sont des granules d'un aspect identique à celui des granules préoptiques, mais d'un diamètre moindre. Ils ne dépassent généralement pas 100 millimicrons et leur diamètre réel ne doit pas descendre au-dessous de 55-60 millimicrons. Les populations de granules tubéraux sont plus homogènes que celles de granules préoptiques. Le maximum se situe vers 80 millimicrons. Cette différence importante permet de les distinguer du premier coup d'œil dans les coupes (fig. 72).

Certaines sections de neurones tubéraux, ayant un diamètre de 25 à 30 microns, comptaient plusieurs centaines de granules, dispersés dans tout le cytoplasme, lui-même occupé entièrement par les formations ergastoplasmiques. Mais nombreuses sont les cellules qui ne contiennent que *quelques granules,* difficiles à repérer sur l'écran du microscope (fig. 73). Ceci explique l'apparence très ordinaire du noyau dans les coupes histologiques. Nous ignorons d'ailleurs quelles sont les propriétés tinctoriales de ces granules. On peut supposer qu'ils sont Gomori-négatifs.

Le cytoplasme des neurones tubéraux possède la même organisation que celui des neurones préoptiques, à cela près que le développement de toutes les structures y est moins spectaculaire. Les éléments de l'appareil de Golgi sont moins nombreux, de même que les mitochondries. Les organites ne sont pas distribués en deux zones concentriques. Le noyau n'est pas creusé de boyaux, ni même simplement déformé. La seule caractéristique digne d'une mention est l'existence, comme dans le noyau préoptique, de neurones « sombres » et de neurones « clairs ». Certaines grandes vésicules présentent un contenu dense, grisâtre, comme dans les neurones préoptiques.

A titre de curiosité cytologique, nous pouvons mentionner la fréquence, dans le cytoplasme de ces cellules, d'un organite dense, ayant la taille d'une mitochondrie, et qui présente des crêtes internes serrées lui donnant l'aspect d'une empreinte digitale (fig. 73). Il s'agit certainement d'une mitochondrie qui s'est chargée d'une substance matricielle dense jusqu'à éclatement des enveloppes périphériques. A ces organites, comme à tous ceux qui présentent une structure hétérogène du même genre, nous appliquons le terme de *lysosomes.*

Dans un cas particulier, un neurone tubéral se trouvait entouré de *doubles membranes superposées* (on en comptait jusqu'à 7), enroulées surtout à la base d'un dendrite. Des formations du même type ont été trouvées occasionnellement dans l'éminence médiane autour de certaines fibres nerveuses. Il s'agit probablement d'expansions protoplasmiques névrogliques. Il n'y avait pas de dépôt de myéline apparent.

B - LA VOIE NEUROSÉCRÉTOIRE

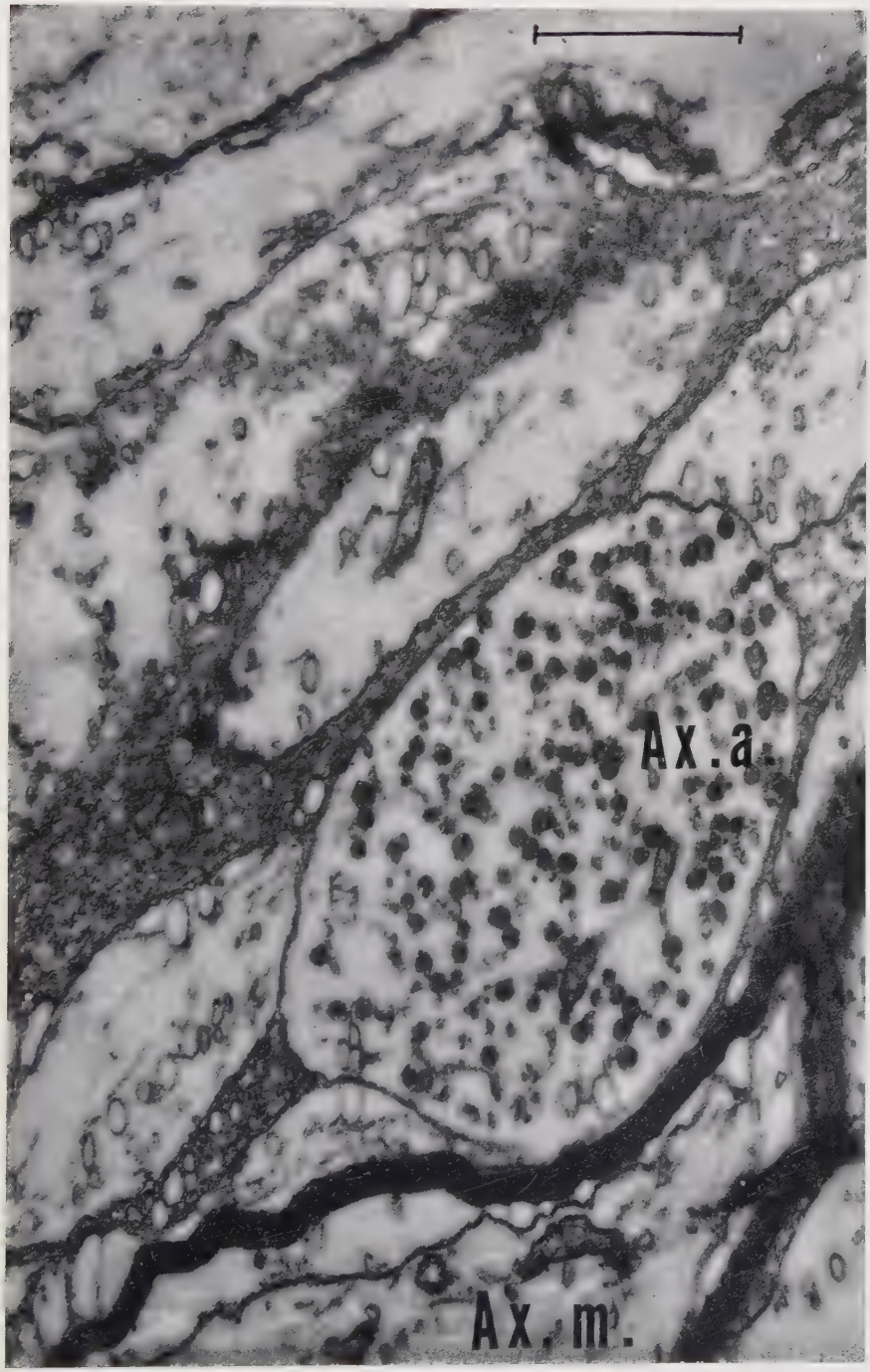
Des axones tubéraux épars, chargés de neurosécrétat, comme ceux des figures 72 et 74, ont été rencontrés dans la zone fibrillaire de l'éminence médiane, surtout dans sa région la plus caudale. Si la détermi-

nation, comme axone tubéral, de tout axone pourvu de granules de 80 millimicrons environ est fondée, il faut souligner que leurs trajets sont très disséminés et souvent dirigés obliquement par rapport au faisceau préoptico-hypophysaire. Tous ces axones tubéraux sont dépourvus de gaine de myéline.

A côté de ces axones neurosécrétoires dont l'origine tubérale ne nous paraît pas douteuse, nous avons rencontré, toujours au microscope électronique, d'énormes prolongements cellulaires orientés dans la même direction. De toute évidence, ces prolongements correspondent, au moins partiellement, aux fibres visibles dans les coupes histologiques (fig. 65, 66, 68). Ce sont des fibres issues de la région du noyau du tuber, qui se rendent jusque sur les capillaires du plexus périneural ou bien sur la limitante neurale avoisinante, en suivant un trajet légèrement incurvé et oblique. En histologie, il nous avait semblé que ce n'étaient que les *prolongements des épendymocytes* situés au-dessus du noyau du tuber. Il est certain que beaucoup d'entre eux ont la densité, la colorabilité des prolongements névrogliques et qu'ils sont insérés sur la limitante par un *pied-suçoir* largement étalé, contenant des fibrilles. Nous avons d'ailleurs observé ces pieds au microscope électronique. Mais celui-ci nous oblige à admettre que, sous un même aspect histologique, se cachaient deux sortes de prolongements. Les *prolongements massifs* contiennent des organites disposés strictement en files : files de vésicules claires, files de mitochondries très allongées, etc. Le hyaloplasme est particulièrement sombre, riche en *ribosomes* et contraste fortement avec les sections d'axones et de prolongements névrogliques environnantes. Enfin, des *fibrilles grossières* y abondent. Ce tableau cytologique caractérise des *dendrites,* et ces dendrites ne peuvent provenir que des neurones tubéraux. Il est bien connu, chez les Mammifères, que les fibres tubéro-hypophysaires sont, pour une part, des axones, pour une autre part, des dendrites. L'interprétation de ce fait nous est inconnue. Jamais, cependant, nous n'avons observé le moindre granule neurosécrétoire dans ces dendrites, chez la Roussette.

En étudiant des coupes histologiques, avant de connaître l'existence du système neurosécrétoire tubéral, nous n'avons jamais soupçonné que des fibres neurosécrétoires traversaient l'éminence médiane en se dirigeant vers la couche glandulaire. En tentant, après coup, d'en identifier les constituants au moyen des méthodes de coloration classiques, nous avons pourtant décelé des substances colorables qui paraissent représenter un aspect, et même probablement le seul aspect histologique constant, de cette neurosécrétion discrète. Ces substances se présentent sous la forme d'*amas arrondis,* de dimensions inférieures à celles des corps de Herring les plus caractéristiques; on peut cependant les décrire comme des *corps de Herring alcian-négatifs,* car leur man-

Fig. 74 - Section d'une fibre tubérale amyélinique (Ax. a.) dans l'éminence médiane, à l'entrée de la tige pituitaire, parmi des fibres myéliniques préoptiques (Ax. m.). - M. E., 27 500 x.


Ax.a.
Ax.m.

que d'affinité pour le bleu alcian, l'aldéhyde-fuchsine et l'hématoxyline de Gomori après oxydation permanganique, constitue finalement le seul caractère sûr qui ait permis de les distinguer de ces derniers. Aussi pensons-nous qu'il s'agit d'accumulations de neurosécrétat tubéral dans les fibres, comme les corps de Herring véritables résultent de l'accumulation du neurosécrétat préoptique. Ces amas de *substance colloïde* alcian négative sont difficilement colorables : ils prennent mal l'érythrosine et le PAS. Un observateur non averti ne les trouverait pas facilement chez *Sc. caniculus*. Heureusement, *Sc. stellaris*, dont les images histologiques sont très favorables, permet de les reconnaître de la manière la plus nette. Ces amas sont principalement localisés dans le tissu lacuneux, dans la moitié caudale de la zone glomérulaire. Leur présence est constante. Il arrive qu'on les observe en relation avec une fibre dirigée verticalement et, de plus, on peut en découvrir jusqu'au-dessus de la zone fibrillaire, dans le neuropile séparant cette dernière du noyau tubéral. A ces arguments en faveur de notre hypothèse s'ajoute l'observation de plusieurs *neurones géants* dans le noyau du tuber, chez *Sc. stellaris*. Leur taille considérable, leur noyau polymorphe et parfois dédoublé, leur PAS-positivité diffuse permettent de penser qu'il s'agit de *cellules en hyperactivité sécrétoire*. Cet aspect cytologique est, en effet, prédominant dans les espèces de Téléostéens dont l'activité neurosécrétoire tubérale a été reconnue.

C - LIEUX DE TERMINAISON

Les raisons indiquées plus haut permettent d'envisager que le lieu de terminaison des fibres issues du noyau du tuber soit la couche glandulaire de l'éminence. On remarque aussi que *l'extension de ce noyau correspond parfaitement à celle de l'éminence* (fig. 65). Or, le microscope électronique ne nous a révélé l'existence, sur le plexus périneural, à ce niveau, que d'un seul type de terminaisons. Les granules tubéraux les plus grands peuvent atteindre les dimensions des plus petits granules préoptiques, c'est-à-dire 100 millimicrons. Entre des terminaisons contenant des granules de 80 millimicrons et celles qui montrent des granules de 130-140 millimicrons, la distinction peut n'être pas immédiate, d'autant plus que le nombre de granules présents dans un seul bouton terminal est forcément limité. Il n'est donc pas impossible qu'un certain nombre de *terminaisons tubérales* se cachent parmi les *terminaisons préoptiques* situées sur les glomérules. Dans un cas, en mesurant les granules neurosécrétoires d'une grosse terminaison, qui se présentait en section longitudinale, nous avons obtenu des valeurs inférieures à 100 millimicrons.

Mais il est bien évident que nous n'avons pas pu suivre complètement le trajet de toutes ces fibres neurosécrétoires, qu'elles appartiennent à un système ou à l'autre, travail qui exigerait des préparations de Golgi. De ce fait, il nous est même impossible d'exclure, en toute rigueur, que les terminaisons alcian-positives de l'éminence médiane se rattachent, en réalité, au système tubéral. Etant donné les faits ex-

posés plus haut, il est permis de considérer cette hypothèse contradictoire comme très improbable et d'admettre que les Roussettes ont *trois sortes de neurosécrétat* différentes :

1) neurosécrétat préoptique formé de granules de 180 millimicrons, destiné au lobe neuro-intermédiaire;

2) neurosécrétat préoptique à granules de 130 millimicrons, aboutissant dans l'éminence médiane;

3) neurosécrétat tubéral, alcian-négatif, formé de granules de 80 millimicrons, se rendant également dans l'éminence (et peut-être le LNI).

Observons que, *chez les Oiseaux,* les fibres tubéro-hypophysaires, dont on ignore si elles sont neurosécrétoires, vont dans la région la plus caudale de l'éminence médiane. *Chez les Téléostéens,* elles iraient aboutir en face des cellules acidophiles de la méso-adénohypophyse. Il nous semble que la comparaison est possible entre ces Vertébrés éloignés les uns des autres.

3) LE SAC VASCULAIRE

A - LA CELLULE DE BOEKE

Le sac vasculaire est caractérisé par la présence d'un type spécial de cellules neurosensorielles : les *cellules à coronule,* ou *cellules de Boeke.* Dans les nombreuses publications sur le problème du sac vasculaire faites récemment, l'étude du cytoplasme a été négligée plus ou moins; les auteurs se sont surtout préoccupés de la structure et de l'histochimie de l'appareil ciliaire terminal. Nous avons cité ces travaux dans notre Historique.

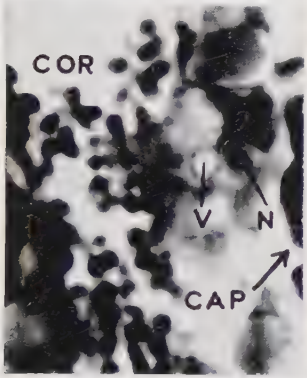
Fig. 75 - Cellule de Boeke, avec un axone (ax.) bien visible et une calotte de granules (gr.); Roussette; Masson.

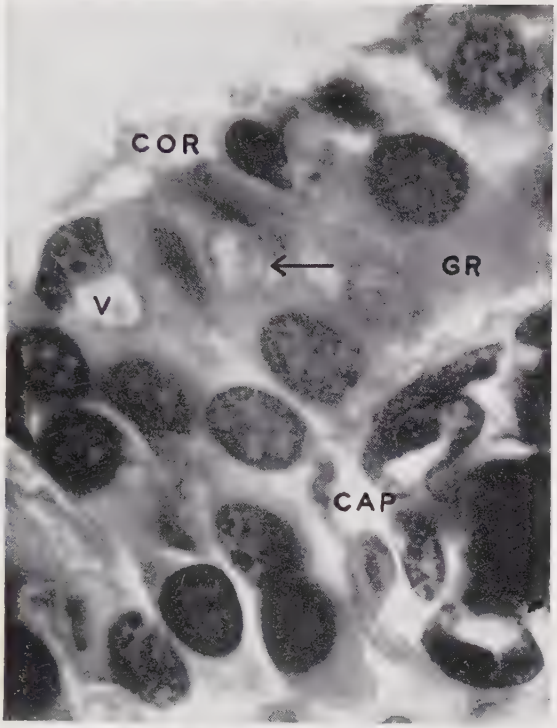
Fig. 76 - Cellules de Boeke de la Perche (Perca fluviatilis); fixation Helly, coloration de Bensley-Cowdry; cor. = coronules, bien conservés et très colorables; V = vacuole; N = noyau et nucléole; au-dessus, masse paranucléaire très colorable, caractéristique de l'espèce.

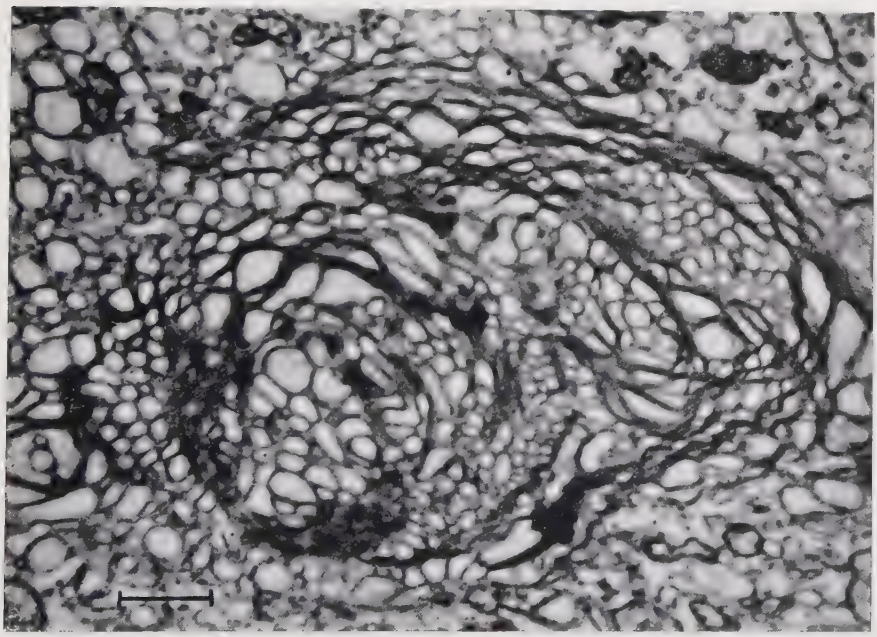
Fig. 77 - Cellules de Boeke, avec vacuoles très grandes (v), dont une présente le précipité en hélice (flèche). - gr = granules; cor = coronules, mal conservés. - Coloration trichrome de Masson.

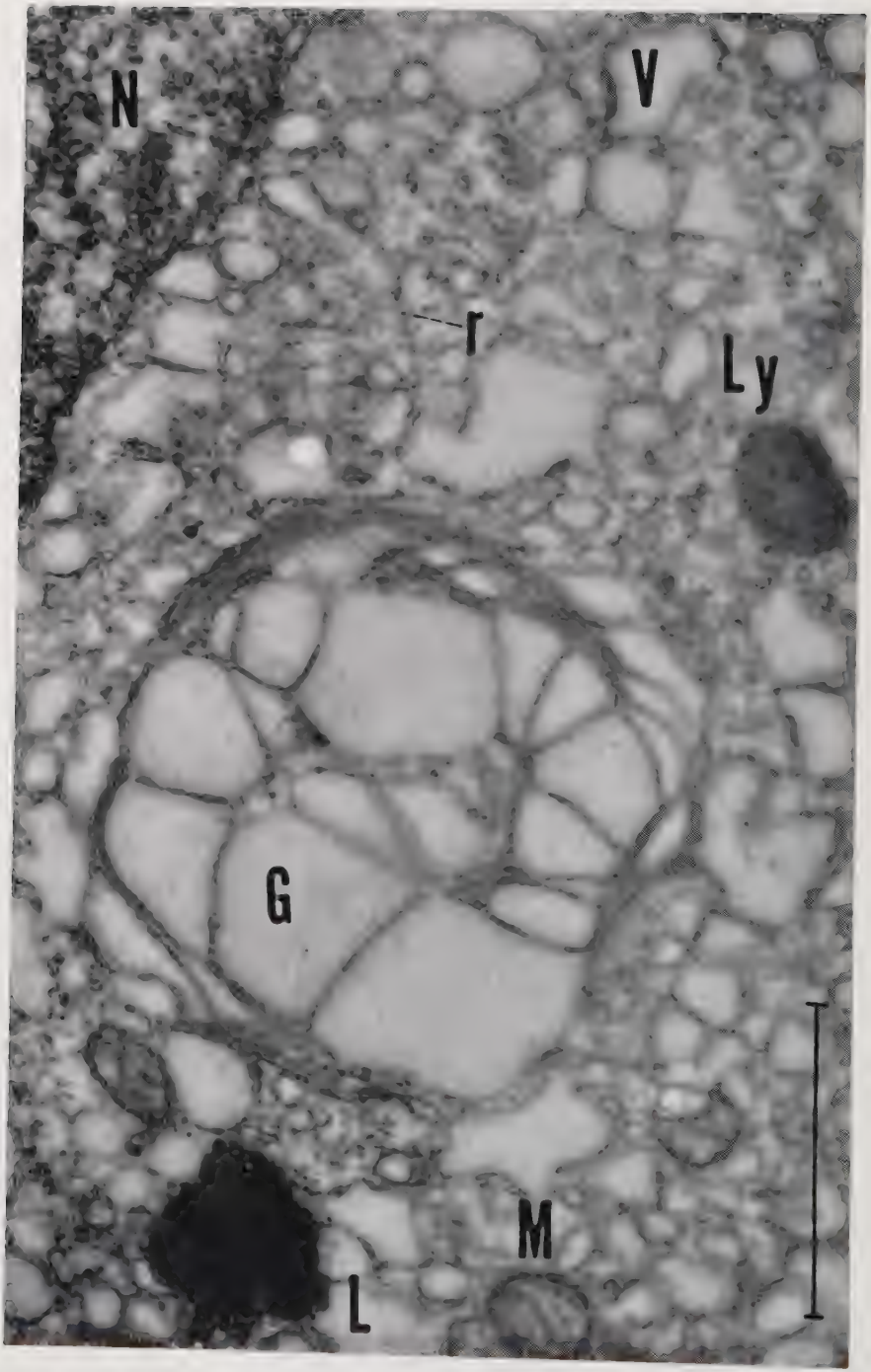
Fig. 78 - Formation cytoplasmique tourbillonnaire, correspondant aux vacuoles des cellules de Boeke en histologie, au moins chez la Roussette. - M. E., environ 10 000 x.

GR
AX.


COR
V
N
CAP


COR
GR
V
CAP




N
V
r
Ly
G
M
L

Nous ne ferons que mentionner brièvement quelques observations personnelles sur la cytologie de ces éléments neurosensoriels, sans reprendre la question du sac vasculaire dans son ensemble. Elles portent sur trois points : 1) sur l'axone de la cellule de Boeke; 2) sur la présence d'une formation cytoplasmique particulière; 3) sur les variations de leur structure cytoplasmique. Pour ce qui est de l'*appareil ciliaire*, signalons seulement que ses caractères, chez les Sélaciens que nous avons étudiés, diffèrent nettement de ceux qu'il présente chez la Truite *(Salmo irideus)*, la Perche *(Perca fluviatilis)* et d'autres Téléostéens (observations inédites). Chez ces derniers, les *renflements terminaux* des cils sont denses et colorables – par exemple, par la fuchsine d'Altmann (fig. 76). Chez les Sélaciens, au contraire, ces renflements sont pâles, fragiles, difficiles à observer. Leur absence dans les préparations histologiques peut résulter simplement de leur destruction par le mélange fixateur.

Cherchant à montrer que la cellule spécifique du sac vasculaire n'était qu'une cellule glandulaire banale, certains auteurs ont mis en doute la présence d'un axone à sa base. Cet axone existe pourtant : la figure 75 le prouve. Il s'agit d'un *axone amyélinique fin*, identique à ceux qui constituent les deux faisceaux compacts du sac. Il est vrai que l'axone reste le plus souvent invisible : ceci est dû à sa finesse et au fait que son départ a lieu à angle droit par rapport à l'axe cellulaire, quand le pôle inférieur de la cellule atteint la membrane basale du neuroépithélium. Mais lorsqu'on observe des régions de l'épithélium situées en face du départ des faisceaux nerveux, on trouve bien sous chaque cellule, et cette fois dans le prolongement du corps cellulaire, un axone gagnant directement le faisceau. Enfin, le grand nombre de fibres nerveuses formant les deux faisceaux atteste que toutes les cellules de Boeke sont pourvues d'un axone.

Après Broussy, Van de Kamer et Verhagen *(loc. cit)* ont étudié dans les cellules de Boeke, chez la Roussette, des *formations vacuolaires*. Ils pensent que ces vacuoles se forment dans la région nucléaire, « montent » dans le cytoplasme comme des bulles dans un liquide et viennent finalement gonfler les cils de l'appareil terminal, qui éclateraient en libérant le produit de sécrétion, non figuré, dans l'infundibulum. Cette sécrétion pourrait servir, suivant une théorie qu'on a souvent appliquée aux pituicytes, à libérer les hormones neurohypophysaires des fibres neurosécrétoires préoptiques. D'autre part, ces auteurs ont montré qu'il existe dans le lobe neuro-intermédiaire des « pituicytes parenchymateux » particuliers, ayant des relations génétiques avec le sac vasculaire ou l'épithélium épendymaire, et dans lesquels on observe souvent une *vacuole* contenant un *précipité en hélice*.

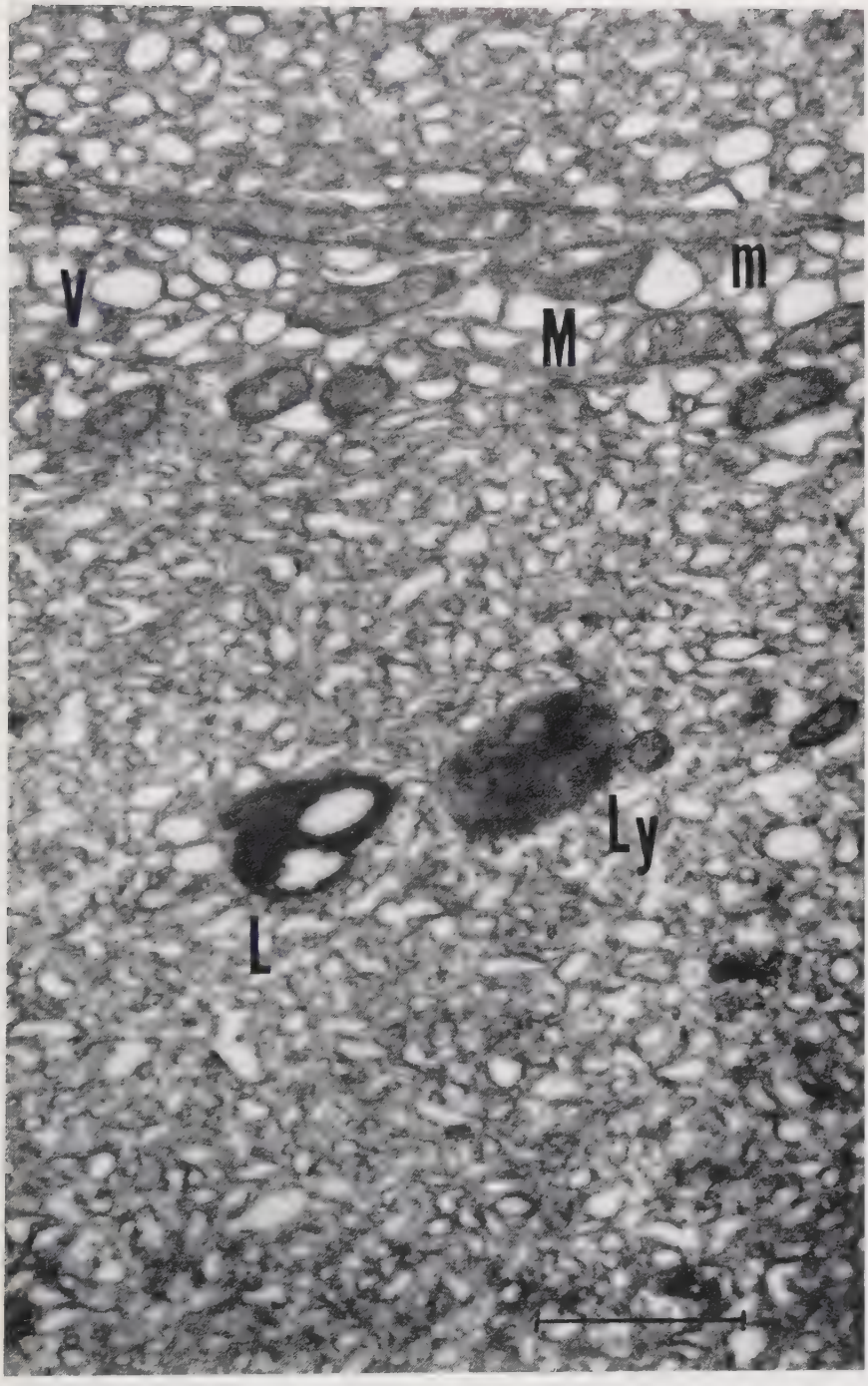
Nous avons retrouvé ces images histologiques. Les vacuoles des cel-

Fig. 79 - Inclusions cytoplasmiques d'une cellule de Boeke. - Formation golgienne particulière, susceptible de représenter un stade jeune de la formation tourbillonnaire. - M. E., 41 250 x.

lules de Boeke (fig. 77) sont généralement bien développées dans la grande majorité des cellules. Elles peuvent occuper l'apex ou bien la base du corps cellulaire. En règle générale, il n'y a qu'une seule vacuole par cellule, contenant un précipité en hélice, colorable par les colorants acides et par le bleu de méthasol. En dehors de la Roussette, la Perche en présente aussi (fig. 76), mais la Truite paraît en être dépourvue. Quand on examine ces structures au microscope électronique, on leur trouve un aspect bien différent (fig. 78). Chaque « vacuole » consiste, en réalité, en un assemblage particulier de *membranes concentriques*, que nous supposons être d'*origine golgienne*. Il occupe la même situation que la « vacuole ». Celle-ci résulte probablement de la désagrégation de la masse feuilletée sous l'action du mélange fixateur picriqué : l'arrangement tourbillonnaire des feuillets se retrouve bien dans le précipité en hélice caractéristique. Il ne s'agit donc nullement d'une vacuole cytoplasmique ayant élaboré un sécrétat particulier, mais d'un *artefact* dû à la destruction d'un système de membranes de grandes dimensions, riche en hyaloplasme, caractéristique des cellules de Boeke. La figure 79 montre un appareil de Golgi encore bien reconnaissable, peu différent des quelques empilements membranaires typiques rencontrés dans ces cellules, mais qui présente certains caractères intermédiaires entre ceux-ci et les grandes formations tourbillonnaires : contours arrondis, gonflement des citernes golgiennes. Il est probable que ces appareils cytoplasmiques se développent seulement dans certaines conditions, qui restent à déterminer.

L'*aspect homogène du cytoplasme* des cellules de Boeke en microscopie ordinaire faisait prévoir une structure finement hétérogène en microscopie électronique. En effet, ces éléments sont caractérisés par un feutrage de formations membranaires fines, qui consistent souvent en des canalicules contournées et enchevêtrées : on peut donc les rattacher au *reticulum endoplasmique*. La figure 80 en donne un exemple. Ce type de structure cytoplasmique a été observé par Bargmann et Knoop en 1955, chez des Téléostéens. Nous la connaissons chez la Truite également. Chez la Roussette, nous constatons que la densité de ce *fond cytoplasmique* varie dans une large mesure, ce que la microscopie ordinaire ne permet pas de voir. Les zones corticales des deux cellules de la figure 80 se différencient de la zone centrale par la dilatation de leurs structures en des sacs contigus, entre lesquels les mitochondries se trouvent emprisonnées. En se décollant, à la faveur de cette « vacuolisation » périphérique, la *masse centrale* plus compacte peut prendre l'aspect, dans les préparations histologiques, d'une masse de sécrétat colloïde. Nous pensons que le *Zelleinschluss* décrit par Bargmann (1957) chez la Raie n'a pas d'autre origine. Les variations de la densité cytoplasmique, au microscope électronique, nous ont paru ré-

Fig. 80 - Cytoplasme à deux zones, dans deux cellules de Boeke contiguës : zone dense centrale, zone corticale vésiculaire (à mitochondries). - M. E., 27 500 x


V
M
m
Ly
L

sulter essentiellement d'un balancement entre la structure de type cortical, vacuolaire, et la structure de type central, feutrée, sombre. Suivant les cellules, en effet, c'est l'une ou l'autre qui prédomine. Dans les cellules de Boeke envahies par le cytoplasme dense, on note que les *mitochondries* sont plus nombreuses et disposées en une couronne périnucléaire dans les coupes.

La signification de ces variations nous est complètement inconnue; mais il est permis de penser que ce *polymorphisme cellulaire* peut appuyer la thèse de la *fonction sécrétoire* du sac, ce qui ne nous conduit pas à rejeter pour autant la thèse de la *fonction sensorielle,* à laquelle nous avons apporté un soutien dans une publication antérieure (Mellinger, 1960 d). Il n'en reste pas moins que certains arguments avancés jusqu'à ce jour en faveur de la fonction glandulaire du sac vasculaire sont peu solides. Les observations que nous présentons ici font rejeter la notion d'une sécrétion vacuolaire au sens de Van de Kamer et Verhagen. Elles font douter de la possibilité que des cellules de Boeke puissent contenir une masse de sécrétat importante, ainsi que l'envisageait Bargmann. Au microscope électronique, le cytoplasme ne présente jamais que des inclusions de dimensions réduites, peu nombreuses, que l'on peut déterminer comme des graisses *(liposomes,* souvent corrodés) ou des organites du type *lysosome.* Les *granules* visibles dans les coupes histologiques (fig. 75 et 77) ne représentent probablement rien d'autre, même quand ils sont abondants (fig. 75). La méthode trichromique de Masson permet de les colorer en rouge vif sur le fond pâle du cytoplasme.

B - DISTRIBUTION DES CELLULES DE BOEKE

La connaissance de la structure particulière des cellules de Boeke nous a conduit immédiatement à assimiler les « pituicytes parenchymateux » de la région dorsale du lobe neuro-intermédiaire à des *cellules du sac vasculaire, émigrées dans l'hypophyse.* Elles ne s'éloignent guère de l'infundibulum et ne vont pas jusqu'aux extrémités des digitations nerveuses. Il existe donc constamment, chez la Roussette, des cellules de Boeke situées dans la profondeur des tissus et dépourvues, semble-t-il, de l'appareil ciliaire apical. Perdent-elles aussi leur axone ? C'est là une question non encore résolue. Mais nous pensons que le nom de « pituicytes » ne peut leur convenir de toute façon, puisque les cellules de Boeke appartiennent à une souche de cellules neurosensorielles et non pas à la névroglie. Les seuls *pituicytes* présents dans cette hypophyse sont les petites cellules névrogliques dont les prolongements vont s'insérer sur les vaisseaux sanguins.

A la face interne du processus infundibulaire, on trouve des cellules à coronule partout, sauf à la surface du faisceau hypothalamo-hypophysaire en avant de sa zone d'étalement. La paroi des régions latérales de la « tige pituitaire » est revêtue d'un épithélium sensoriel assez bas, mais continu. L'aire hypophysaire possède un revêtement distendu, apparemment lacuneux (ce que seule la microscopie électronique pour-

rait décider), contenant des cellules de Boeke clairsemées, de hauteur réduite.

La cellule-type du sac vasculaire est répandue *dans tout le processus infundibulaire,* qui a donc subi intégralement la différenciation dans le sens du sac. Si nous avons distingué, dans notre description anatomique, plusieurs régions, cela ne doit pas faire oublier que tout le processus a été marqué par la structure caractéristique du sac vasculaire, chez la Roussette. Wingstrand (1951) a discuté les théories sur les homologies entre le sac et la neurohypophyse. Chez les Téléostéens, si l'on admet que le lobe nerveux est présent, les deux organes sont bien séparés. Chez la Roussette, nous montrons qu'il est impossible de les distinguer, car le faisceau hypothalamo-hypophysaire emprunte purement et simplement la paroi ventrale du sac. La cellule de Boeke, grâce à son aspect particulier, nous sert de « traceur » histologique permettant d'affirmer, en accord avec Van de Kamer et Verhagen, qu'il y a fusion entre le sac et la poche de Rathke. Il n'y a pas lieu de distinguer, dans le processus infundibulaire, une paroi ventrale, qui correspondrait au lobe nerveux, et une paroi dorsale, qui serait le sac vasculaire, ainsi que le suggère l'aspect extérieur de l'organe chez l'adulte. Entre les cellules adénohypophysaires et le tissu nerveux, il n'existe pas de membrane basale, contrairement à ce qu'on observe souvent dans les digitations nerveuses de l'hypophyse des Téléostéens.

C - RELATIONS ENTRE LE SAC VASCULAIRE ET LE LOBE NEURO-INTERMÉDIAIRE

Ces considérations morphologiques n'entraînent pas automatiquement l'affirmation de relations physiologiques entre le sac et le lobe neuro-intermédiaire. Supposons pourtant que les cellules de Boeke, en plus d'un rôle sensoriel difficile à mettre en doute, sécrètent une hormone dans les vaisseaux sanguins si développés, situés à la base de l'épithélium, comme le pensait Sterzi. Cette hormone pourrait-elle arriver au contact des cellules intermédiaires ?

L'étude de la circulation *in vivo* a montré la *lenteur extraordinaire du courant circulatoire* dans ces vaisseaux particuliers, lenteur bien favorable à la réception d'un sécrétat et à son transport sous une concentration forte. Les arrivées artérielles et les quelques afflux de sang veineux (du système afférent latéral) qui irriguent le sac sont disposés le long de son bord antérieur. Le courant aboutit, en conséquence, en arrière et le long du bord inférieur du sac, c'est-à-dire dans la couronne distributrice du lobe neuro-intermédiaire. Cette *relation vasculaire* est très favorable à l'hypothèse que nous avons formulée.

IV. VARIÉTÉS CELLULAIRES DE L'ADÉNOHYPOPHYSE.

Les constituants ectodermiques hormonogènes du système hypothalamo-hypophysaire

1) CATÉGORIES CELLULAIRES DU LOBE ANTÉRIEUR

A - CELLULES T ET CELLULES Q

a) *Microscopie optique*

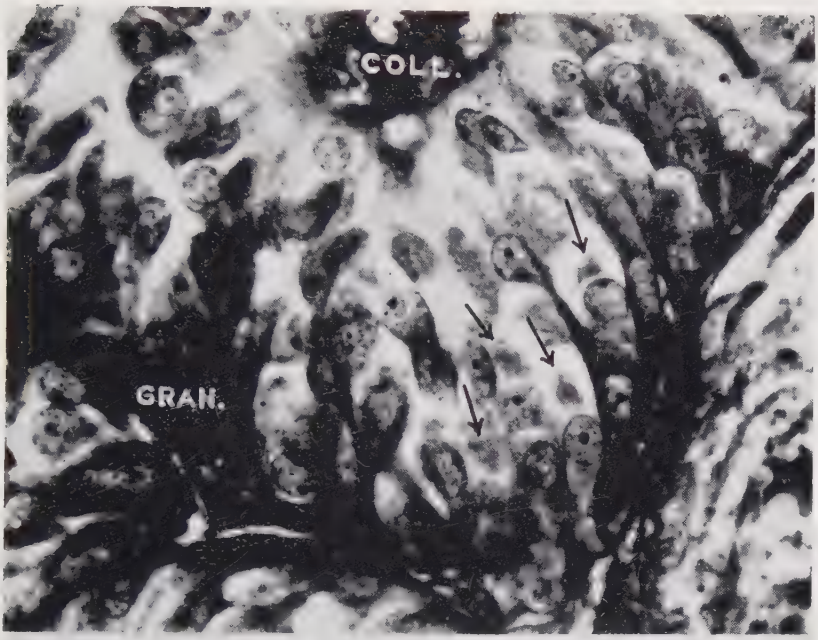
Lorsqu'on examine des coupes longitudinales d'hypophyses de jeunes Elasmobranches (jeune femelle de *Sc. stellaris* SS_1 – jeune raie RJ_1 – jeunes roussettes *Sc. caniculus),* on constate qu'il existe une *différence de coloration* frappante entre les deux parties du lobe antérieur. Il renferme, en effet, deux sortes de cellules glandulaires chromophiles principales : la *cellule T,* caractéristique de la *tête* du lobe, et la *cellule Q,* localisée dans la *queue* du lobe. Si nous proposons cette nomenclature pour les Sélaciens, c'est que nous ne sommes pas d'accord avec Della Corte et Chieffi (loc. cit.) pour assimiler les cellules hypophysaires de ces Poissons aux types α, β, γ, δ ou ε décrits chez d'autres Vertébrés.

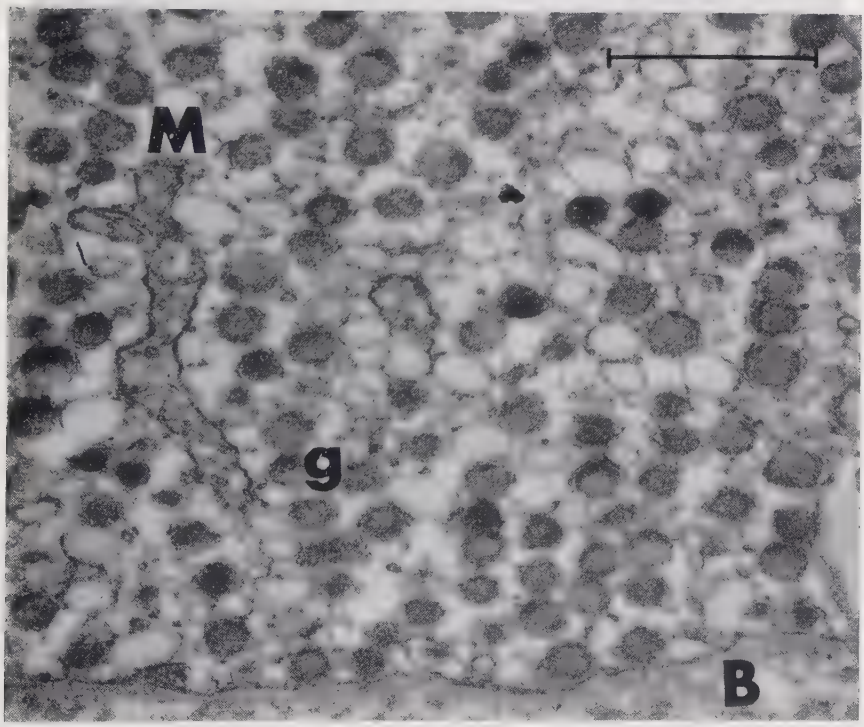
Cellules T

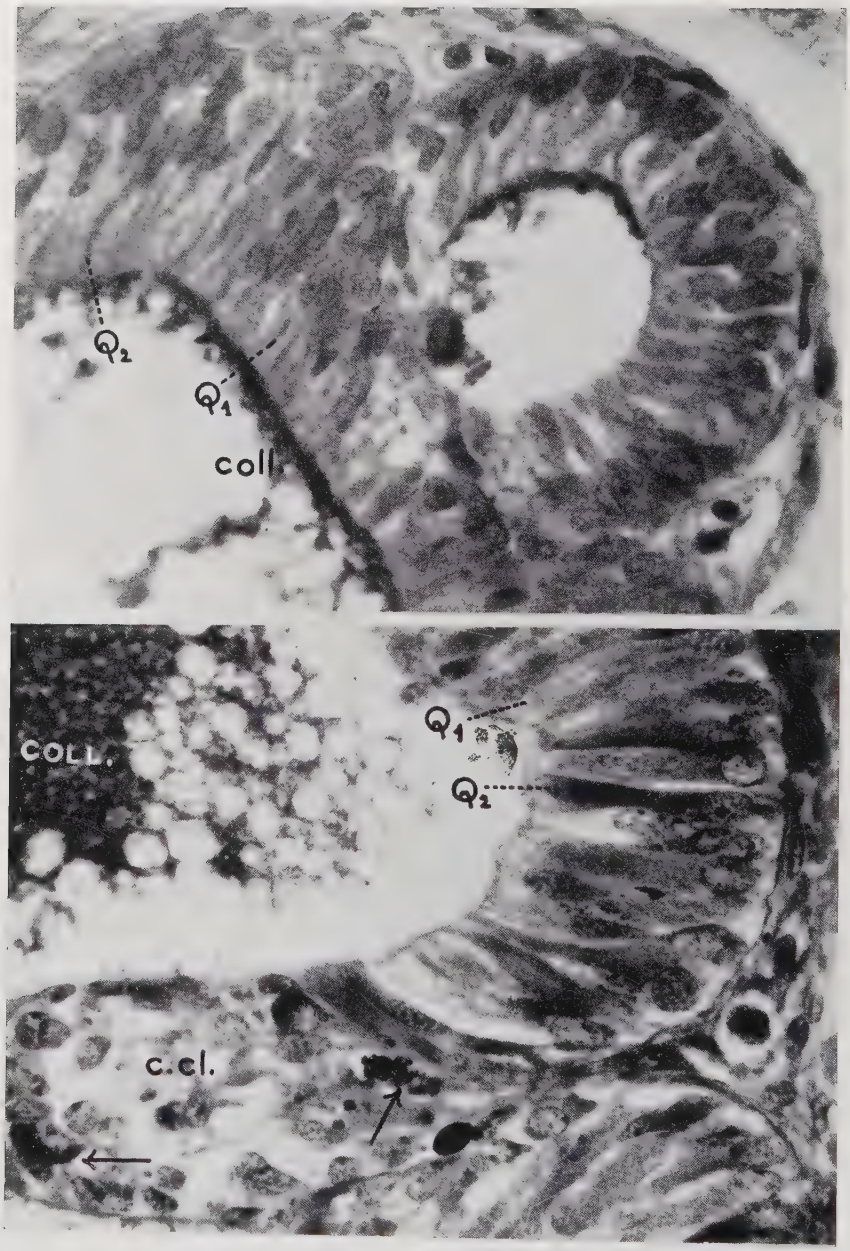
La méthode au PAS-orange G proposée par Herlant convient particulièrement bien pour établir cette distinction. Les cellules T sont *fortement PAS-positives.* Suivant les espèces et selon le mode de fixation adopté, elles prennent, en même temps qu'elles recolorent le réactif de Schiff, l'orange G plus ou moins énergiquement, d'où résulte une teinte allant du magenta au rouge-brique. Cette dernière nuance est obtenue généralement lorsque le matériel histologique a été fixé au Helly. Après une fixation au Bouin-Hollande, l'orange G ne prend que très peu. Lorsqu'on fait agir le colorant « acide » seul, il se fixe au contraire d'une manière très intense sur les cellules T : celles-ci ont une affinité marquée pour tous les colorants à pouvoir de diffusion élevé (fuchsine S, érythrosine, éosines, phloxine, etc.). Dans les méthodes trichromiques (Masson, Cleveland-Wolfe), elles se comportent comme des *cellules acidophiles typiques.* Elles sont d'ailleurs faiblement positives dans toutes les variantes des méthodes utilisant le bleu alcian, l'aldéhyde-fuchsine et l'hématoxyline de Gomori.

Fig. 81 - Cellules T dans un lobule de la TLA. - PAS-hématoxyline. - Cavité avec colloïde, en haut (coll.). - Pôles sécrétoires en noir (gran., granules PAS^+). - Flèches = zones de Golgi et ergastoplasmes associés.

Fig. 82 - Granules T, dans le cytoplasme d'une cellule T, au voisinage de la basale de l'épithélium (B). - M. E., 27 500 x.


COLL.
GRAN.


M
g
B


Q2
Q1
coll.
COLL.
Q1
Q2
c.cl.

Ces propriétés sont celles des granules élaborés par les cellules T. Ils sont généralement très rapprochés des capillaires extérieurs (fig. 81). Au milieu des granules compacts de ces pôles sécréteurs, le bleu de méthasol permet de mettre en évidence quelques « *liposomes* » très constants. Mais les *structures ergastoplasmiques,* colorables par la pyronine, n'apparaissent que dans les cellules les plus internes, pauvres en granules, dans lesquelles leur extension reste d'ailleurs faible.

Cellules Q

De propriétés voisines, les cellules Q ne se mélangent presque pas aux précédentes, même à la limite des deux régions du lobe. Dans une même hypophyse, elles acquièrent toujours une teinte distincte de celle des cellules T : *jaune,* quand elles sont rouge-brique (roussettes de Banyuls fixées au Helly; PAS-orange G), *rouge-brique,* quand elles sont magenta (nombreuses roussettes de Wimereux fixées au Bouin-Hollande). Ce sont donc des cellules *acidophiles,* faiblement PAS-positives en général. En fait, il s'agit bien plutôt d'une *réaction au PAS d'intensité variable* de cellule à cellule. Cette propriété apparaît avec une netteté particulière chez la Grande Roussette, dont les images histologiques sont beaucoup plus belles et plus faciles à interpréter que celles de la Petite Roussette (fig. 84). Dans les éléments qui réagissent avec une intensité maximum, l'aspect du produit de sécrétion est celui d'une *colloïde,* non granulaire, qui se trouve finalement excrétée dans la cavité, où elle rejoint une substance identique. Cependant, on note que la colloïde intracellulaire, à la différence de la colloïde cavitaire, a peu d'affinité pour le bleu alcian, avec ou sans oxydation permanganique. Après le PAS-bleu alcian, elles sont respectivement rouge et violette. Cette différence peut être due à des transformations du produit excrété. D'un autre côté, on retiendra que la colloïde cavitaire présente toujours les mêmes propriétés, dans toutes les parties de l'hypophyse. La majorité des cellules Q renferment simplement des granulations acidophiles, sans ressemblances avec ce sécrétat. Mais la majorité d'entre elles sont orientées vers la cavité hypophysaire, et tous les intermédiaires existent entre le stade à granules et le stade à colloïde. Quelques-unes ont un pôle sécréteur juxta-capillaire, ou bien deux pôles opposés équivalents. Alors que les cellules T sont disposées en plusieurs couches, les cellules Q occupent généralement toute la hauteur de l'épithélium et se présentent sous une forme très allongée.

Fig. 83 - Tubule postérieur de la QLA de Sc. caniculus. - Cellules Q en charge : jeune femelle avec un hymen (N° 291). - Bleu alcian - érythrosine. - Abréviations : coll. = colloïde cavitaire; Q_1 = cellules Q à granules (à l'extrémité des tirets, la petite masse allongée est un ergastoplasme); Q_2 = cellules Q à colloïde.

Fig. 84 - QLA de Sc. stellaris. - Même image histologique, plus un îlot de cellules claires (c. cl.), souvent avec globules (flèches). - PAS-orange-hématoxyline.

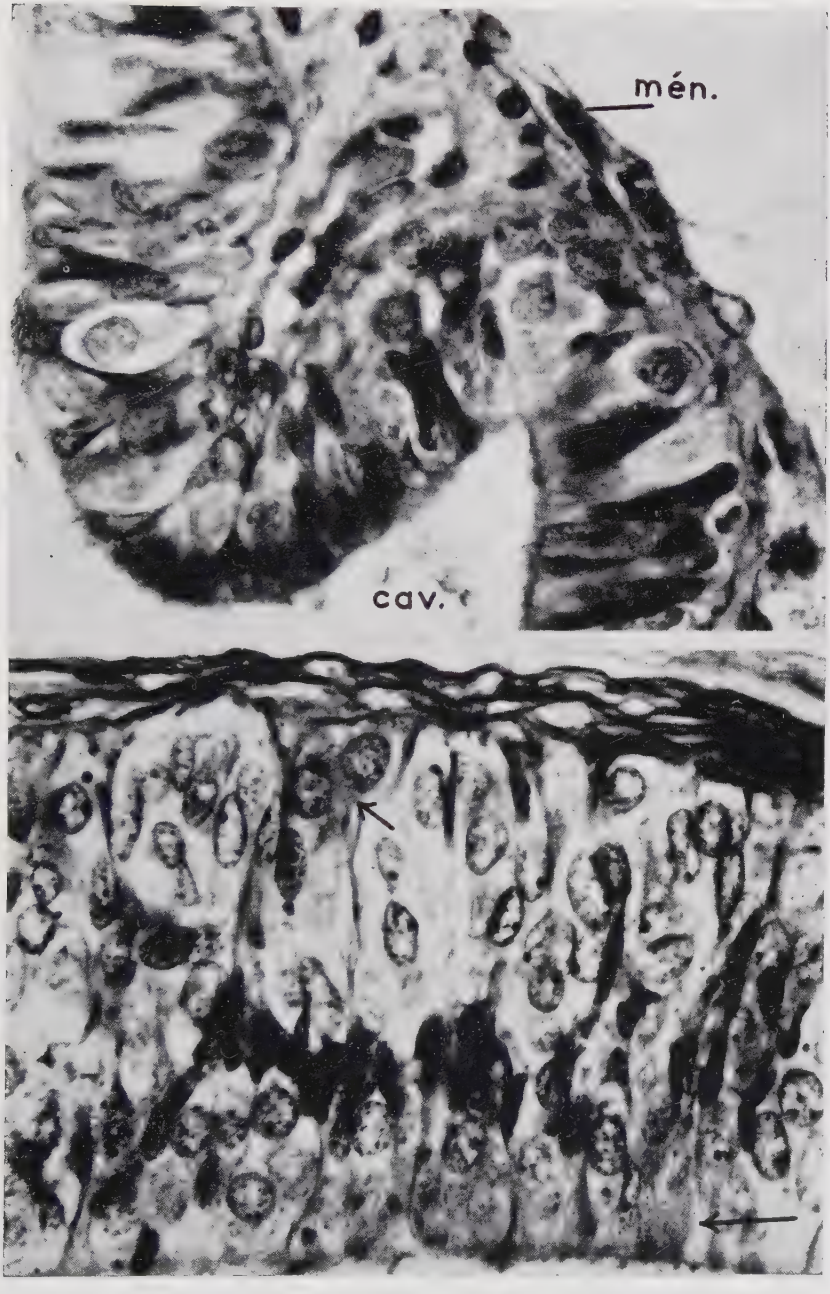
Toujours chez l'Elasmobranche jeune, on pourra reconnaître dans ces éléments, en dehors des propriétés essentielles énumérées, un certain nombre de propriétés secondaires qui les différencient encore des cellules T. Négatives à l'AF et à d'autres colorations signalétiques des mucopolysaccharides acides, douées d'affinité pour tous les colorants « acides », ils sont pourvus d'un *ergastoplasme extrêmement développé,* qui apparaît sous la forme d'un bâtonnet rouge, dans le pôle sécréteur interne, après application de la méthode de Kurnick. Si l'on colore les coupes par le bleu alcian, après oxydation, avec contre-coloration par l'érythrosine, l'ergastoplasme est bleu violacé (fig. 83). Chez la Roussette jeune, on obtient avec cette technique de coloration la curieuse image de cellules glandulaires à granules rouges, tournées vers une cavité remplie d'une substance colloïde bleu foncé qui semble se former pourtant aux extrémités des cellules. Autrement dit, les granules Q et le produit alcian-positif doivent représenter deux substances différentes.

Les cellules T varient peu au cours du cycle vital de la Roussette. Au contraire, la cytologie de la queue du lobe antérieur change complètement. La description des cellules Q que nous avons faite correspond au jeune. Chez l'adulte, dans des circonstances que nous analyserons plus loin, ces éléments se dégranulent et prennent l'aspect de *cellules chromophobes* ou même de *cellules claires,* conservant seulement dans le cytoplasme une *zone de Golgi,* colorable par toutes les méthodes (fig. 85). On observe tous les stades de passage entre les cellules avec et sans granules. Les cellules claires ne sont pas des formes jeunes ou des éléments en voie de dégénérescence, mais plutôt des cellules très actives, car elles tendent à comprimer leurs voisines. Leur noyau est dilaté. La production de la colloïde n'est pas affectée par la disparition des granules des cellules Q.

Cette transformation est encore plus prononcée dans la paroi dorsale de la queue du lobe, située dans le prolongement de la lame tubérale. De plus, elle a lieu exclusivement en face des capillaires, et non pas au contact des cavités hypophysaires comme cela peut se produire ailleurs. Là encore, les phénomènes sont beaucoup plus nets chez *Sc. stellaris* (fig. 86) que chez *Sc. caniculus* (fig. 91). La paroi dorsale comporte trois strates. La strate externe est formée par des amas de grandes cellules claires renfermant quelques *globules PAS-positifs.* La strate intermédiaire consiste en une série de noyaux sombres, en bâtonnet, qui doivent correspondre à des cellules embryonnaires. Enfin,

Fig. 85 - QLA de Sc caniculus adulte (N° 80). - Stade à cellules claires, nettes. - PAS-orange-hématoxyline. - cav. = cavité hypophysaire; men. = méninge.

Fig. 86 - QLA de Sc. stellaris (même coupe que fig. 84). - Cellules claires de la paroi dorsale, certaines encore pourvues de granules Q (flèches), également présents dans des cellules péricavitaires.


mén.
cav.

ERG
N
g

la strate interne est formée par des cellules péricavitaires à granules Q peu abondants. On trouve des *nids* de cellules hypertrophiées, remplies de globules PAS-positifs, dans les plis latéraux et dans les tubules postérieurs de la queue du lobe; Della Corte les a signalés. Nous pensons qu'il s'agit également de cellules Q transformées (fig. 84).

b) *Microscopie électronique*

Les premières études entreprises à l'aide du microscope électronique sur l'hypophyse des Mammifères par différents auteurs, les résultats obtenus par Follenius chez des Téléostéens et ceux de Mme Dœrr chez la Grenouille, permettaient d'espérer que les diamètres des granules seraient assez caractéristiques de chaque catégorie cellulaire pour permettre une distinction encore plus sûre. En fait, la Roussette n'offre pas cette possibilité au même degré. Les différences dans l'organisation du cytoplasme (présence et développement de l'ergastoplasme, du réticulum endoplasmique, de l'appareil de Golgi, des mitochondries, etc.) sont, elles aussi, beaucoup moins nettes que chez les Téléostéens par exemple.

La microscopie électronique permet l'étude des variations de la structure cytoplasmique, qui sont considérables. Elle nous a aussi révélé la présence de granules dans des *cellules chromophobes* (suivant certains auteurs : « basophiles »), spécialement dans les *cellules péricavitaires* des différents lobes. Bref, cette technique nous a servi, non pas à établir de nouvelles distinctions entre les cellules, mais à rassembler des stades disparates dans une catégorie définie.

Cellules T.

Le *diamètre des granules T* varie suivant les individus. Dans certaines hypophyses (par ex. N° 388, femelle adulte), la population est assez homogène (fig. 82). L'intervalle de variation est de 120 à 320 millimicrons, le maximum se situant aux environs de 180 millimicrons. Dans d'autres, le diamètre est plus grand : la majorité des granules se situe entre 300 et 400 millimicrons. Dans certaines cellules, peu chargées, les granules mesurent beaucoup moins : environ 100 millimicrons, et même moins. Il s'agit de cellules reconstituant leur stock de sécrétat, et non pas d'une catégorie distincte.

En effet, la *structure cytoplasmique des cellules T* est très variable. Comme dans toute l'hypophyse, on trouve, mélangées aux *cellules en charge* et aux *cellules en phase de restitution* (peu chargées), des *éléments embryonnaires* et des *éléments dégénérés*. Ils sont coincés entre les cellules en activité, dilatées. Nous avons reconnu l'identité de ces formes cellulaires « inactives » avec les *Stützzellen* décrites par Horstmann chez *Torpedo*. Nous les avions considérées, en accord avec l'interprétation de cet auteur, comme des gliocytes. Les cellules à

Fig. 87 - Cellules en dégénérescence dans la TLA. - M. E., 7 500 x.

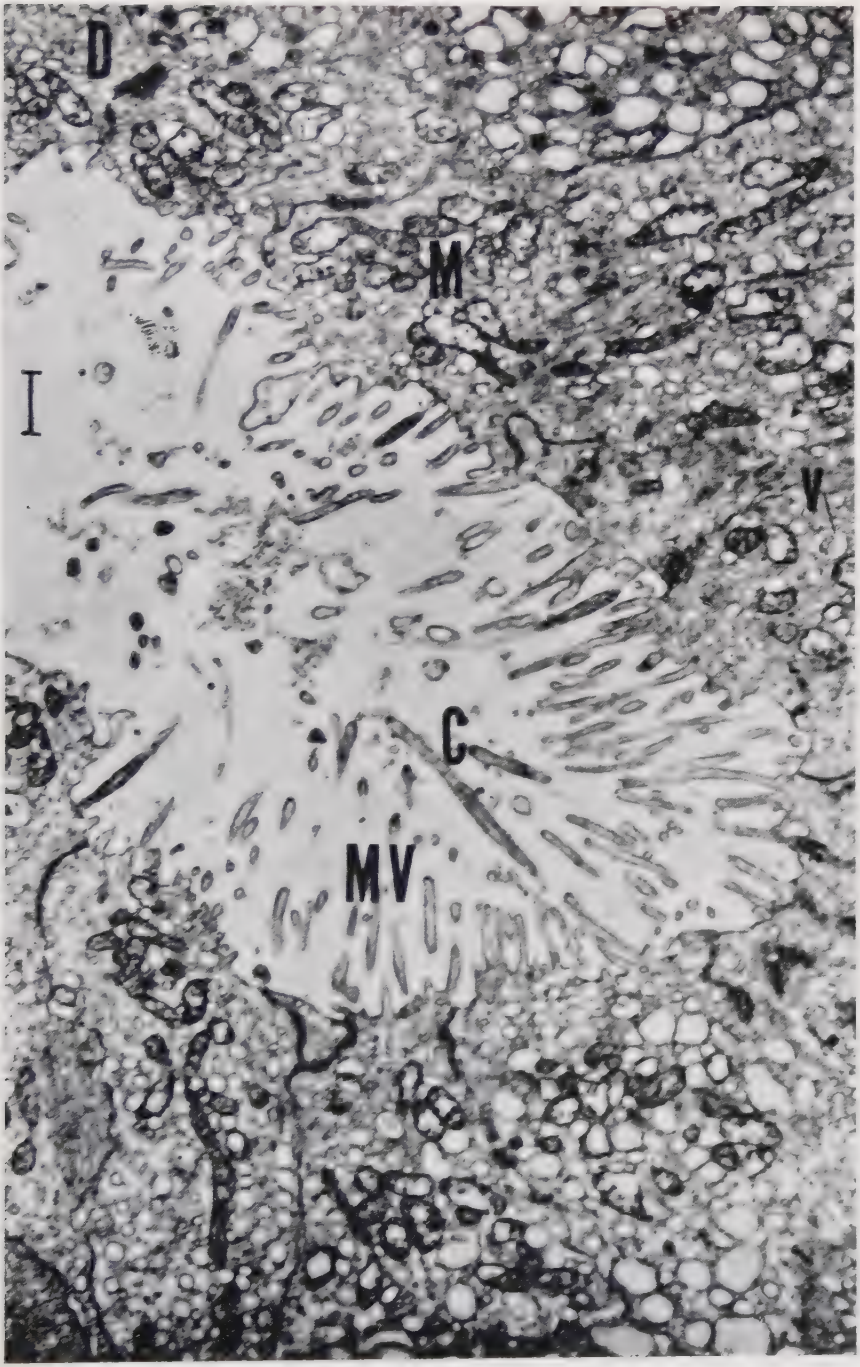
noyau en bâtonnet de la figure 86, par exemple, auraient suivant cette interprétation été des gliocytes, car elles possèdent un prolongement interne qui atteint la cavité et un prolongement externe qui est inséré sur la basale. La microscopie électronique a dissipé cette erreur : il faut se représenter cette hypophyse comme bourrée d'éléments indifférenciés, et la présence de cellules de la névroglie nous apparaît maintenant comme hautement improbable.

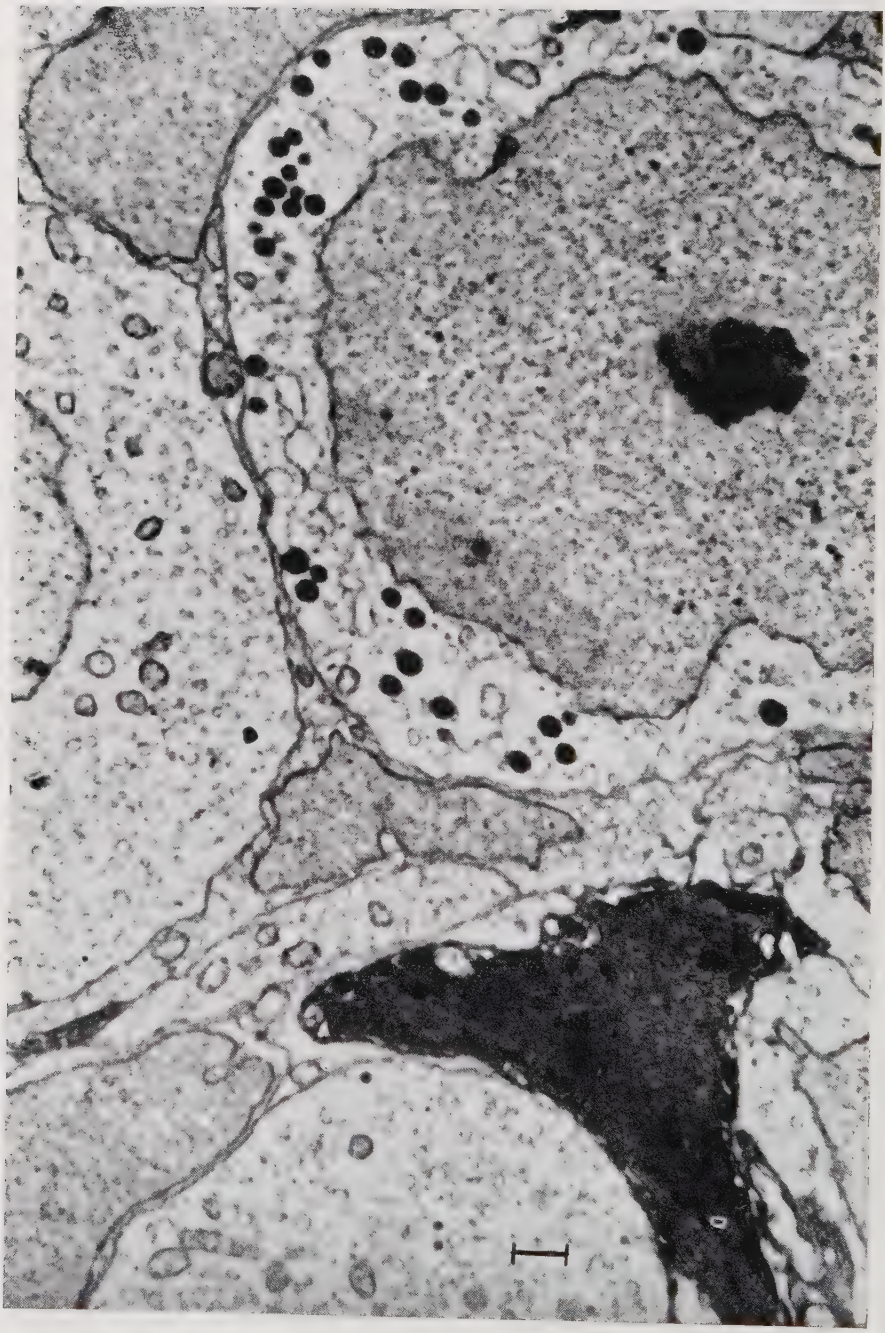
Le cytoplasme des cellules T en activité est occupé par des systèmes membranaires de petites dimensions, qui appartiennent, soit à l'ergastoplasme, soit au réticulum endoplasmique. Les mitochondries sont assez nombreuses. L'appareil de Golgi est peu développé. Les seules formations membranaires de grandes dimensions sont des *empilements ergastoplasmiques,* qui apparaissent de place en place. Il semble que, dans une première phase, des vésicules se disposent dans des plans parallèles et se chargent de grains de Palade tout en fusionnant. Les sacs ergastoplasmiques résultant de cette fusion sont très aplatis, moniliformes, et manifestent des tendances tourbillonnaires. Cette phase se rencontre dans des cellules à granules rares et souvent petits, donc en pleine activité élaboratrice. Dans la cellule en charge, l'ergastoplasme régresse ou bien, au contraire, envahit la cellule et se gonfle. Dans ce dernier cas, les citernes occupent tout le cytoplasme (fig. 87) et emprisonnent les granules mûrs dans des travées de cytoplasme résiduel sombre, dans lequel ils fondent et disparaissent. La cellule meurt très probablement, car elle est entièrement désorganisée. Le noyau a l'aspect de pycnose. Finalement, la dégénérescence aboutit à une liquéfaction, et les restes cellulaires se répandent dans les espaces intercellulaires. On observe fréquemment leur élimination dans la cavité hypophysaire.

Les cellules péricavitaires (fig. 88) *sont des cellules T,* car elles peuvent renfermer quelques granules identiques à ceux des cellules en charge. Leur organisation est cependant très différente et rappelle celle qu'on observe dans des glandes exocrines comme la glande mammaire. Il faut se souvenir, en effet, que ces cellules bordent un système de cavités dérivées du stomodéum, donc morphologiquement externes. Les caractères particuliers des cellules péricavitaires sont : la présence de *desmosomes* et de *replis* dans les membranes cytoplasmiques contiguës, l'abondance des *mitochondries* à proximité de la cavité et *l'activité sécrétoire exocrine.*

Celle-ci se manifeste par la formation de prolongements du type microvillositaire, libérant des particules cytoplasmiques arrondies qui constituent l'essentiel de la *colloïde cavitaire.* Dans les coupes à la paraffine, ce produit paraît homogène, mais l'étude de coupes semi-

Fig. 88 - Cellules péricavitaires de la TLA. - Abréviations : MV = microvillosités; C = cils; D = desmosomes; V = « corps multivésiculaires », marquant probablement une activité de pinocytose. - M. E., 8 000 x.


D
M
I
V
C
MV



fines, pratiquées après inclusion du matériel dans le méthacrylate, montre bien sa structure granulaire. La teinte violette obtenue après coloration au PAS-bleu alcian est due à ces *sphérules cytoplasmiques*. Comme nous l'avons signalé, il entre aussi dans la constitution de la colloïde des débris de cellules mortes.

L'origine des particules de la colloïde pourrait aussi être recherchée dans les *corps multivésiculaires* constamment présents dans le pôle exocrine des cellules péricavitaires. On voit fréquemment ces vacuoles se mettre en rapport avec la membrane cellulaire le long des cavités et s'ouvrir dans celles-ci. Mais ces images peuvent être interprétées aussi bien dans le sens d'une *pinocytose* que dans le sens d'un transport vers la cavité d'un matériel microvésiculaire élaboré au sein du cytoplasme. Nous retiendrons en tout cas la possibilité d'échanges très intenses entre les cellules endocrines et le stock de matériel sécrétoire présent dans les cavités. Du point de vue morphologique, on peut parfaitement envisager que des produits hormonaux, ou leurs précurseurs, puissent être mis en réserve dans les cavités hypophysaires comme c'est le cas dans la thyroïde. Les variations de la quantité de colloïde au cours de différents événements physiologiques, signalées par plusieurs auteurs, appuient cette hypothèse.

Les remarques précédentes s'appliqueront à tous les lobes de l'hypophyse, en ce qui concerne les cellules péricavitaires, sauf mention spéciale.

Cellules Q.

Les *cellules Q* de la paroi dorsale de la QLA ressemblent aux cellules T peu chargées de granules (fig. 89-90). On observe toutefois que leurs granules sont plus grands à maturité et atteignent le demi-micron, ensuite que les diamètres varient, à l'intérieur d'une même cellule, dans un intervalle beaucoup plus grand. La croissance de certains granules est beaucoup plus forte; ils atteignent presque 1 micron dans certains cas. Les grandes cellules claires de la paroi dorsale du lobe sont séparées par des éléments embryonnaires, nombreux dans cette région de la glande comme ils le sont dans la lame tubérale, dont la structure et l'épaisseur sont comparables. On y trouve aussi des cellules en voie de dégénérescence, comme dans la tête du lobe. Dans certaines cellules, il apparaît de petits granules, parfois de 100 millimicrons seulement. A ce stade, *l'ergastoplasme* se développe considérablement et présente *l'aspect moniliforme,* que nous considérons comme « jeune ». On observe alors souvent des granules peu nombreux et de grande taille (fig. 90), qui semblent constituer un résidu sécrétoire d'une phase d'excrétion antérieure. Dans la paroi dorsale, chez l'adulte,

Fig. 89 - Cellules Q, dans la paroi dorsale du lobe. - Entre les cellules actives dilatées, on observe des éléments embryonnaires et une cellule dégénérée. - M. E., 7 000 x.

les granules sont peu abondants à l'intérieur des cellules. Ils restent souvent petits, même dans les pôles cellulaires juxta-capillaires les plus chargés. Nous ne savons pas si toutes ces *cellules à petits granules* (100 millimicrons environ) sont des cellules Q ou bien s'il s'agit d'une catégorie cellulaire non encore décelée au microscope ordinaire.

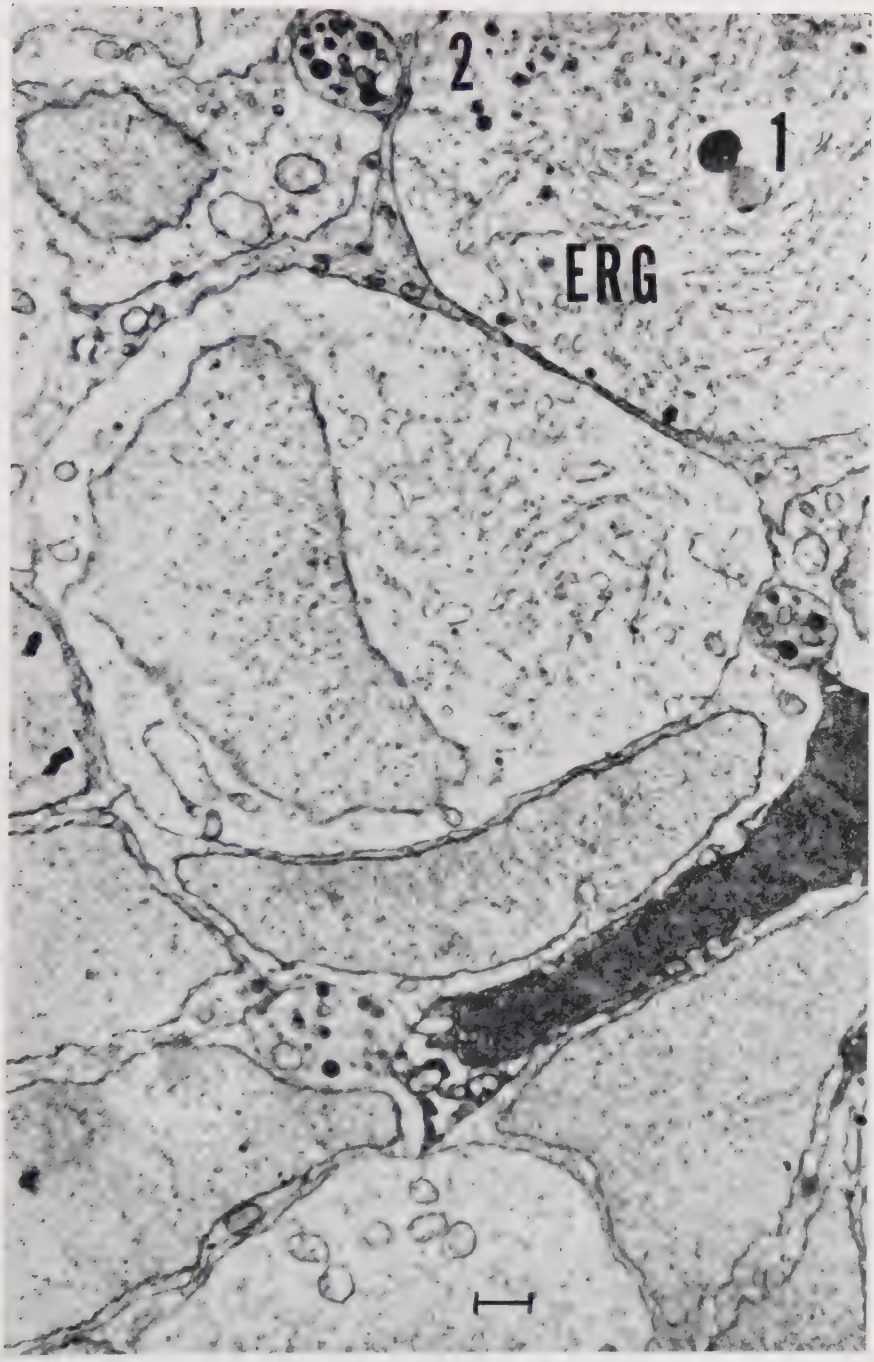
D'un point de vue plus général, comment interpréter les particularités de la paroi dorsale du lobe : épaisseur plus grande, hypertrophie des cellules Q, etc. ? Peut-être la proximité du cerveau ou bien celle des glomérules ont-elles une influence sur sa différenciation cytologique. *Il est manifeste, en effet, que le plissement et l'hypertrophie commencent précisément à l'arrivée des vaisseaux portes, dont les relations avec la paroi dorsale sont variables,* comme nous l'avons vu.

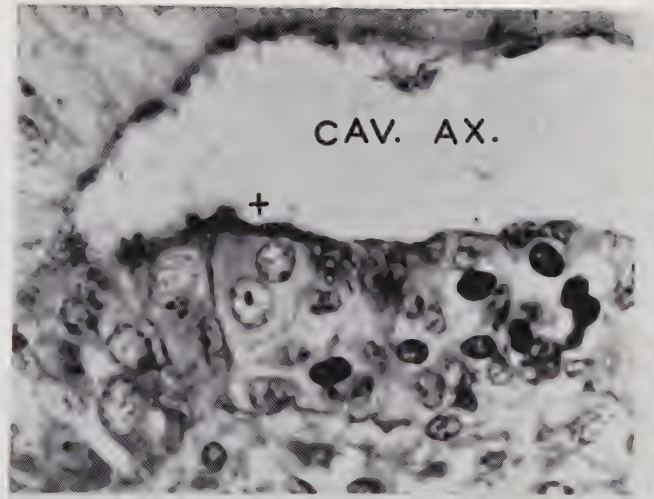
Dans des régions plus typiques de la queue du lobe, le microscope électronique a confirmé les observations histologiques. L'aspect correspondant à la figure 83, que l'on observe chez des jeunes comme le N° 384 (femelle de 49 cm) et le N° 391 (femelle de 45 cm), est celui des cellules en charge, munies d'un *ergastoplasme extrêmement développé*. Les formations ergastoplasmiques sont du type jeune, c'est-à-dire moniliformes et onduleuses. Elles envahissent tout le cytoplasme. Les *mitochondries,* filamenteuses, et *l'appareil de Golgi,* sous la forme de grands dictyosomes, sont également très bien développés dans toutes les cellules. Celles-ci ne présentent pas, en effet, les variations locales que nous avons enregistrées dans la tête du lobe et dans la paroi dorsale de la QLA. Cependant, il existe quelques cellules interstitielles embryonnaires, qui sont comme écrasées par les cellules actives. Les formes pycnotiques sont exceptionnelles.

Les pôles sécréteurs, dirigés vers les cavités, ne les atteignent pas toujours. La qualité de cellules péricavitaires est souvent dévolue à des cellules interstitielles. Leurs différenciations sécrétoires « exocrines » nous ont paru généralement moins prononcées que dans la tête du lobe, quoique du même type. Les *cils* sont assez nombreux par places, tandis que les *microvillosités* peuvent manquer presque complètement. En d'autres endroits, comme d'ailleurs c'est la règle dans la lame tubérale, les pôles cavitaires des cellules sont proéminents et remplis de mitochondries. La surface est alors, soit régulièrement crénelée, soit tout à fait irrégulière. Il semble que ces *têtes cellulaires* puissent parfois se détacher en bloc et tomber dans la cavité pour donner de la colloïde. L'organisation de l'épithélium de la queue du lobe est donc bien différente de celle de la TLA.

Les *granules* des cellules en charge sont plus gros, mais aussi plus variés que dans la cellule T. Dans une dizaine de cellules, chez le N° 384, nous avons observé un intervalle de variation étendu : 100 à

Fig. 90 - Même préparation que fig. 89 - Cellules Q à ergastoplasme jeune et, en haut, apparition de nouveaux granules (2) à côté d'anciens (1), plus gros.


2
1
ERG



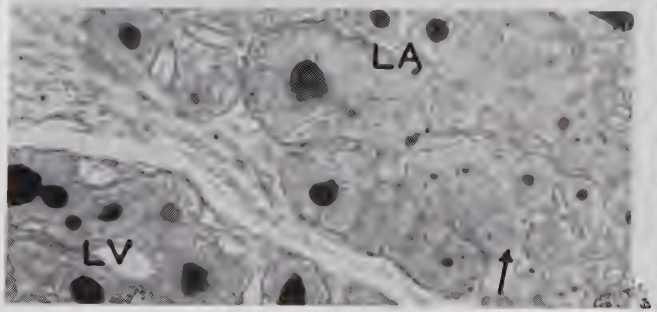


Fig. 92 - Même série. - Cellule géante binucléée (↑). - Bandelette étroite, avec basale nette.

Fig. 93 - Lobe antérieur et lobe ventral de la Torpille. - Cellules géantes à noyau excentrique (flèche). - PAS-orange.

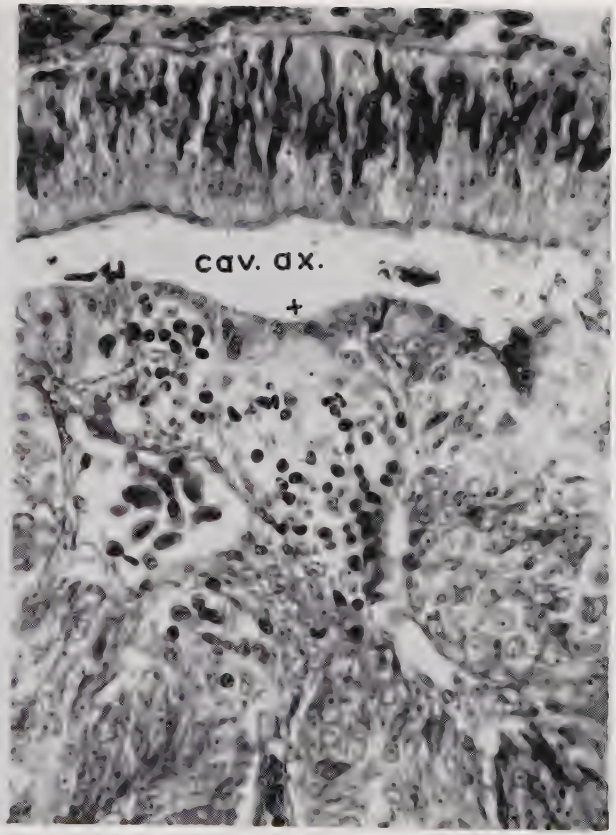


Fig. 91 - Coupe transversale dans la TLA postérieure. - Tissu axial avec une cellule neuroïde (croix). - PAS-bleu alcian-orange-hématoxyline. - cav. ax. = cavité axiale.

900 millimicrons. La majorité des granules se situe toutefois entre 200 et 400 millimicrons, les autres poursuivant une croissance pratiquement illimitée. On peut fixer la catégorie la plus nombreuse à 280 millimicrons environ. Mais il y a aussi des *cellules à petits granules* (120 millimicrons).

Dans la queue du lobe antérieur de l'adulte, il se produit effectivement une *dégranulation,* d'une part, et une différenciation des cellules en deux catégories, d'autre part. La figure 85 montre bien les deux sortes de cellules, les unes dilatées et claires, les autres comprimées comme des *Stützzellen.* Au microscope électronique, ces dernières apparaissent comme des cellules embryonnaires, assez nombreuses dans les coupes que nous avons étudiées. Ces cellules embryonnaires sont plus nombreuses en avant, par exemple dans les plis latéraux (fig. 85) que dans les tubules les plus postérieurs de la QLA (fig. 83), où toutes les cellules se différencient en même temps.

Les *cellules dilatées* ont un noyau énorme, clair, canaliculé. Le cytoplasme possède le plus souvent une structure très banale, finement membranaire. Quelques cellules ébauchent des travées ergastoplasmiques qui doivent, avec quelques autres organites, correspondre à la *zone paranucléaire* des cellules claires en histologie (fig. 85). .Les granules Q sont rarement nombreux. Mais on les observe couramment à l'état isolé, sous la forme de *globules* peu denses, de 1 demi-micron environ. Des *cellules à petits granules* se rencontrent le long des capillaires, insérées sur la basale. Les cellules claires restent, comme les cellules en charge de la jeune roussette, assez souvent en relation avec la cavité.

B - TISSU AXIAL

Il existe des différences notables entre des régions du lobe antérieur comme la tête, la lame tubérale, la paroi dorsale de la queue, ses replis latéraux et ses tubules postérieurs. Mais les limites de ces régions sont loin d'être aussi tranchées que celles de la bandelette de tissu axial, qui semble presque un tissu étranger au lobe (fig. 91-92).

Au microscope ordinaire, le tissu axial apparaît composé de deux sortes de cellules, les unes petites et nombreuses, les autres très grandes et en nombre très limité. On ne voit guère d'intermédiaires, sauf si l'on se base sur l'aspect du noyau. Parmi les *petites cellules,* certaines ont en effet un noyau de densité moyenne, tandis que la plupart d'entre elles sont caractérisées par la présence d'un noyau petit et très colorable. Le cytoplasme est au contraire peu colorable, aqueux et peu abondant. Ceci les distingue des cellules embryonnaires du reste de l'hypophyse, dont le cytoplasme est assez basophile. L'allure générale de ces cellules évoque les cellules de la pie-mère et aussi des cellules de la névroglie.

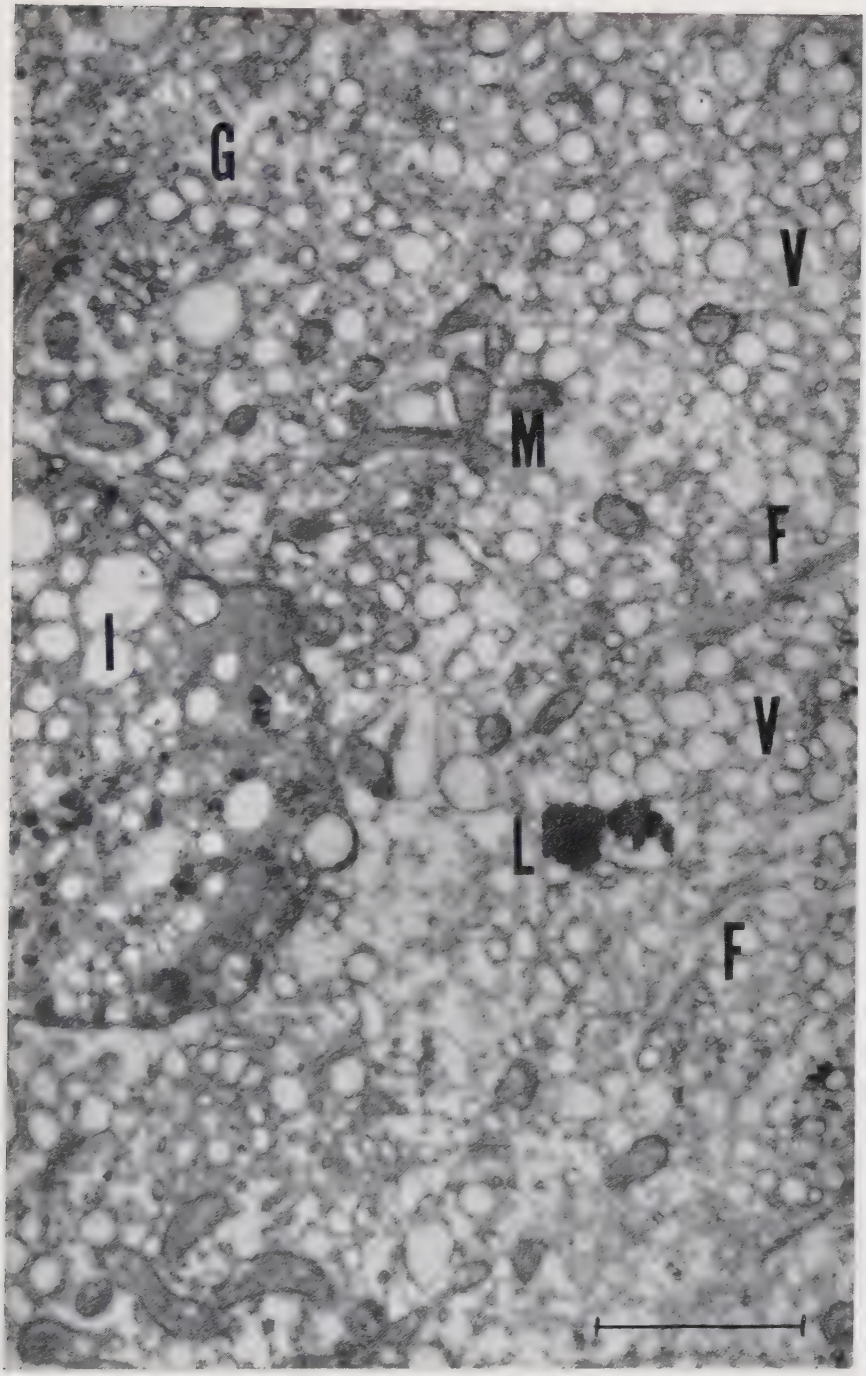
Les *grandes cellules,* dont une est visible dans la figure 91, ont une apparence des plus surprenantes. Leur taille, tout d'abord, oscille entre 30 et 50 microns, mesurés suivant le grand axe. Elles s'étendent,

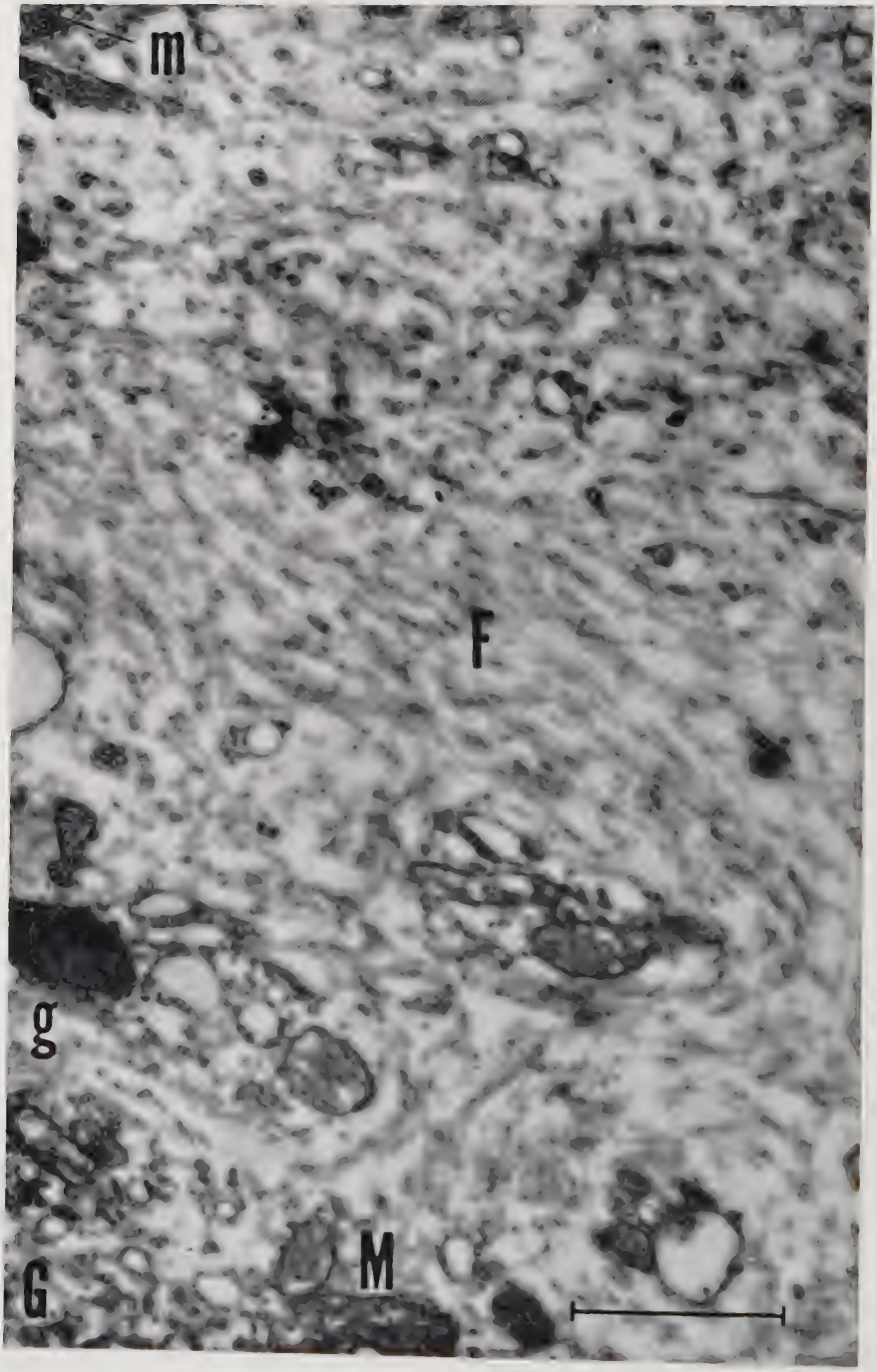
comme de grandes flaques de *cytoplasme homogène,* entre les petites cellules. En coupe transversale, leur forme est rectangulaire ou elliptique. Elles occupent généralement toute la hauteur de l'épithélium, de la basale jusqu'à la cavité. En coupe longitudinale, leur section est plutôt carrée ou circulaire, et on aperçoit parfois des prolongements massifs qui se glissent le long de la basale. Ces caractères, joints à la présence d'un *noyau clair à nucléole bien centré,* nous ont conduit (Mellinger, 1960 c) à considérer ces cellules comme des éléments nerveux, des cellules ganglionnaires, comme on en a souvent décrit dans les hypophyses. Mme Lenys, indépendamment de nous, est parvenue à la même interprétation. L'introduction de la microscopie électronique a, dans notre cas comme dans d'autres, corrigé nos idées à ce sujet.

Le fond cytoplasmique des grandes *cellules neuronoïdes* a un aspect histologique et des propriétés identiques à celui des cellules de Boeke. Il est légèrement acidophile, PAS-positif, alcian-négatif, d'où sa teinte rose orangé dans les coupes de routine. Ceci évoque une structure submicroscopique finement hétérogène, comme dans le cas du sac vasculaire. Dans le cytoplasme, nous avions cependant distingué une *zone paranucléaire* finement granuleuse, contenant des granules PAS-positifs, alcian-positifs et méthasol-positifs. Rien ne rappelait des corps de Nissl. Ce dernier caractère était naturellement moins favorable à une détermination comme cellule nerveuse, mais nous avions devant nous un cas semblable avec la cellule de Boeke. Dans le pôle juxta-cavitaire, le cytoplasme est plus dense.

La microscopie électronique de ces éléments nous a permis de comprendre qu'il ne s'agissait que d'une différenciation particulière de l'épithélium glandulaire, avec lequel la bandelette axiale est en continuité. Les cellules de 10 à 15 microns ont un cytoplasme clair, très pauvre en structures membranaires. Leur noyau est encoché et déformé, ce que laissait prévoir l'étude des coupes histologiques (fig. 91). Au contact de la cavité, il y a peu de différenciations sécrétoires exocrines. Certaines cellules, plus colorables, peuvent former une *couche péricavitaire* différenciée, qui présente au microscope électronique l'aspect sombre des cellules en fonte holocrine, sans que nous puissions affirmer que ce soit là vraiment un phénomène de dégénérescence, car les structures cytoplasmiques ont une apparence normale. Ces cellules bordantes présentent des caractères bien particuliers. La zone cytoplasmique limitant la cavité contient un assemblage de vacuoles de 100 à 400 millimicrons, dont certaines communiquent avec l'extérieur *(pinocytose).* Dans les cellules sombres de la bandelette axiale,

Fig. 94 - Cytoplasme d'une grande cellule pyriforme. - Région proche du noyau, avec les zones caractéristiques et une inclusion hétérogène à gauche (i). - L'apex est vers le haut et vers la droite, dans la direction indiquée par les fibrilles (F). - M. E., 27 500 x.


G
V
M
F
I
V
L
F


m
F
g
G
M

les *gouttelettes lipidiques* sont nombreuses. Il y a parfois des *granules*, dont le diamètre est voisin de 100 millimicrons.

A côté de ces *petites cellules*, nous avons observé de nombreuses *cellules pyriformes* de taille moyenne, qui semblent être des formes intermédiaires, dont la croissance conduit au stade de la grande cellule neuronoïde. La cellule pyriforme est une *cellule ciliée* dont le pôle supérieur arrive à percer la couche des éléments péricavitaires et présente une touffe de cils très fournie. Le noyau est repoussé vers le pôle inférieur ou latéralement par un système de *vésicules arrondies* dont le diamètre oscille entre 100 et 200 millimicrons, vésicules séparées par une trame cytoplasmique dans laquelle plongent des *faisceaux de fibrilles* issus de l'apex (fig. 94). Cette zone vacuolaire est en rapport avec la base des cils. Elle fait passage, à distance du noyau, à une zone plus dense, composée de *formations golgiennes* et de *mitochondries*. L'ensemble de ces zones cytoplasmiques structurées mérite sans doute le nom de *zone de Golgi*. Le reste du cytoplasme est clair; il contient peu de systèmes membranaires, mais renferme des *inclusions* souvent volumineuses, de nature inconnue, caractérisées par leur hétérogénéité. Il semble qu'elles correspondent aux corps méthasol-positifs. On observe aussi des inclusions lipidiques normales, comme dans les petites cellules.

Les cellules pyriformes les plus petites mesurent quelque 8 ou 9 microns de diamètre, ce qui explique que nous ne les ayons pas distinguées au microscope ordinaire. Les plus grandes ont une vingtaine de microns. Elles présentent des caractères qui annoncent ceux des cellules neuronoïdes; les fibrilles, qui paraissent être formées de tubules de 25 millimicrons de diamètre environ, se développent et envahissent progressivement le cytoplasme structuré. Celui-ci gagne sur le cytoplasme indifférencié. Mais le noyau reste toujours arrondi.

La *cellule neuronoïde* constitue l'étape finale de ce processus de croissance. On observe, en effet, dans la membrane cytoplasmique des *replis* nombreux. Ces replis proviennent de *petites vésicules* qui se disposent en file, dessinent des *lacets* le long de la membrane cytoplasmique et fusionnent enfin pour donner un nouveau repli membranaire. Entre les *desmosomes*, la membrane se gonfle vers l'extérieur et apparaît festonnée. Nous interprétons ceci comme le signe d'une *croissance cellulaire très rapide*, capable d'expliquer l'absence de stades intermédiaires en histologie.

Dans la cellule neuronoïde, les fibrilles envahissent complètement le cytoplasme, en conservant une orientation générale parallèle aux parois cellulaires. Nous attribuons à ce fin feutrage l'apparence homogène des cellules neuronoïdes. La zone de Golgi se tient aux alentours

Fig. 95 - Cytoplasme d'une cellule géante neuronoïde. - Membrane en haut et à gauche (m), avec des vésicules formatrices de replis membranaires. - Envahissement du cytoplasme par des fibrilles qui semblent être de fins tubules (F). - M. E., 27 500 x.

du noyau. Elle est maintenant réduite à sa partie la plus dense, les agglomérations de vésicules arrondies ayant disparu. De plus, elle est divisée en îlots par l'envahissement des fibres. On retrouve quelques inclusions, mais aucun sécrétat d'apparence régulière (fig. 95).

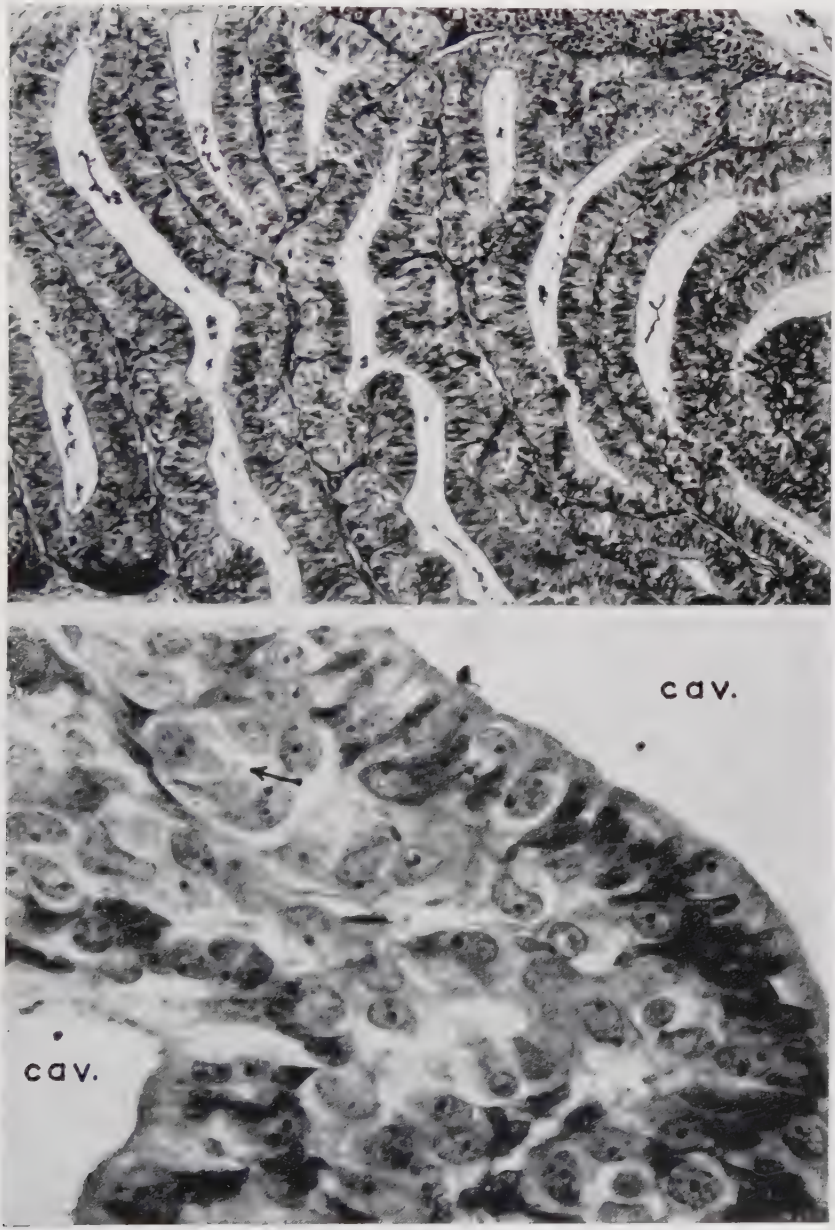
Les cellules pyriformes et les cellules neuronoïdes sont des éléments péricavitaires hautement différenciés, apparaissant au sein d'un tissu spécial, dépourvu de différenciations sécrétoires endocriniennes, sauf quelques exceptions. Leur fonction est inconnue. Aucune différenciation du même type ne semble avoir été rencontrée chez d'autres Vertébrés. Chez la Roussette, on retrouve le tissu axial avec ses cellules neuronoïdes dans le *lobe ventral.* Il ne peut s'agir d'un système de cellules ganglionnaires susceptibles de relier physiologiquement les deux lobes. On doit songer plutôt à *un rôle dans le transport de substances* (peut-être simplement de l'eau) *entre les cavités de la glande et les capillaires,* rôle que suggère particulièrement la position de la bandelette du lobe antérieur, située entre la cavité axiale et l'axe conjonctivo-vasculaire du lobe.

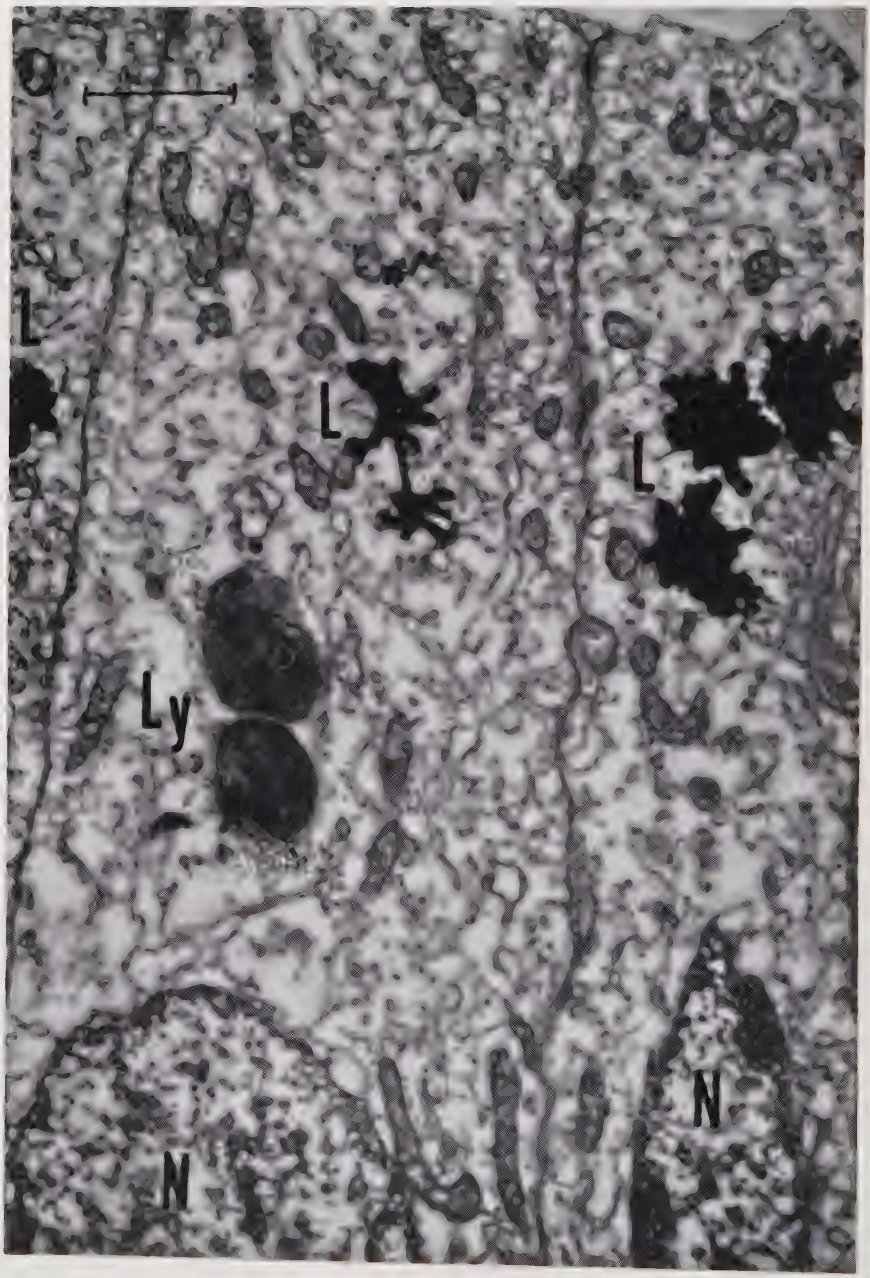
Les cellules neuronoïdes sont déjà différenciées chez la très jeune roussette. Chez l'adulte, il est aisé de les compter dans une série de coupes transversales. Dans un certain lobe antérieur, nous en avons dénombré une soixantaine, dans un autre, seulement deux. La moyenne est probablement voisine de 40. Dans le lobe ventral, on en compte une dizaine.

Nous n'avons pas retrouvé de bandelette axiale et de cellules neuronoïdes dans d'autres espèces, sauf naturellement chez *Scyliorhinus stellaris.* Mais nous avons observé chez elles des éléments ayant un cytoplasme de même apparence. Dans la région médiane du lobe antérieur (fig. 93) de la Torpille et dans son lobe ventral, on trouve, dans la paroi des follicules glandulaires, des cellules hyalines, globuleuses, à noyau excentrique, qui ressemblent d'ailleurs beaucoup aux « pituicytes parenchymateux » du lobe neuro-intermédiaire déjà décrits par Bargmann chez cette espèce. Chez la Raie, dans un lobule médio-ventral (fig. 33) dépendant de la tête du lobe antérieur, nous avons trouvé des cellules semblables, dont le noyau paraissait refoulé contre la membrane cellulaire, comme dans les *signet-cells* des Mammifères. On les retrouve dans le lobe ventral, mais il n'y a pas de pituicytes parenchymateux dans le lobe neuro-intermédiaire. Toutes ces cellules ne sont pas en relation évidente avec les cavités, et leur homologie avec les éléments neuronoïdes de la Roussette n'est pas sûre.

Fig. 96 - Coupe transversale du lobe ventral (femelle adulte). - Région latérale cloisonnée, avec cellules V le long des cloisons conjonctives mitoyennes (cellules plus claires).

Fig. 97 - Détail histologique du lobe ventral (femelle adulte). - Cellules V bien apparentes, mais pas de granules V nets, dans les zones paranucléaires colorables (flèche). - Bleu alcian - érythrosine.


cav.
cav.


L
L
L
Ly
N
N

2) CATÉGORIES CELLULAIRES DU LOBE VENTRAL

Le lobe ventral contient, comme le lobe antérieur, du tissu axial avec des cellules neuronoïdes. Il renferme aussi des cellules péricavitaires sécrétant de la colloïde. Mais ses cellules proprement endocrines sont complètement différentes de celles que nous venons de décrire dans le lobe antérieur.

Les méthodes histologiques ordinaires ne décèlent des cellules glandulaires bien différenciées (fig. 96-97) que chez des adultes, principalement chez des *femelles* sexuellement bien développées. Contre les capillaires, chez ces roussettes, on observe des éléments hypertrophiés, appartenant à une seule et même catégorie, la *cellule basophile du lobe ventral* de Della Corte, que nous avons caractérisée (Mellinger, 1960 c) par la présence d'une zone cytoplasmique PAS-positive granulaire. Il convient de ne pas interpréter trop vite cet aspect comme celui d'une cellule glandulaire chargée de granules. Chez la Roussette, des *granules PAS- et alcian-positifs,* méthasol-négatifs, y sont bien visibles chez certaines femelles. Ils restent groupés en un petit amas au voisinage du noyau. Mais la plupart des individus ne montrent qu'une plage colorée vaguement granulaire (fig. 97) occupant la même situation et manifestant les mêmes propriétés moins intensément. Cette image pourrait très bien correspondre à une simple *zone de Golgi.* Avant de connaître la structure fine de ces éléments glandulaires particuliers, nous ne pouvions pas affirmer avec certitude que le produit colorable était un sécrétat spécifique et que des granules véritables étaient responsables de ces propriétés histochimiques. La position de la zone paranucléaire était le plus souvent *à l'opposé des capillaires.*

Les autres cellules du lobe sont de deux sortes (fig. 97) : des *Stützzellen* (cellules de soutien) à noyau en bâtonnet, et des cellules péricavitaires présentant la colorabilité et la structure striée particulières du pôle cavitaire. On croit entrevoir parfois les précurseurs du sécrétat colloïde, dans la région apicale de la cellule « exocrine », sous la forme d'une matière finement granuleuse. Mais il s'agit d'un cytoplasme dense, cyanophile, dans lequel on peut soupçonner que d'autres structures encore se colorent par ces méthodes. Exceptionnellement, nous avons observé dans des cellules péricavitaires un sécrétat qui se présentait sous la forme d'une masse globuleuse, donnant à ces éléments l'aspect de *cellules en gobelet.* Enfin, on trouve dans le lobe ventral des *cellules claires,* plus ou moins renflées, occupant le milieu de l'épithélium.

Fig. 98 - Cellules péricavitaires du lobe ventral - Inclusions lipidiques (L) caractéristiques. - Cavité du lobe visible en haut. - Lysosomes (Ly) fibreux, souvent cristalloïdes. - M. E., 19 800 x.

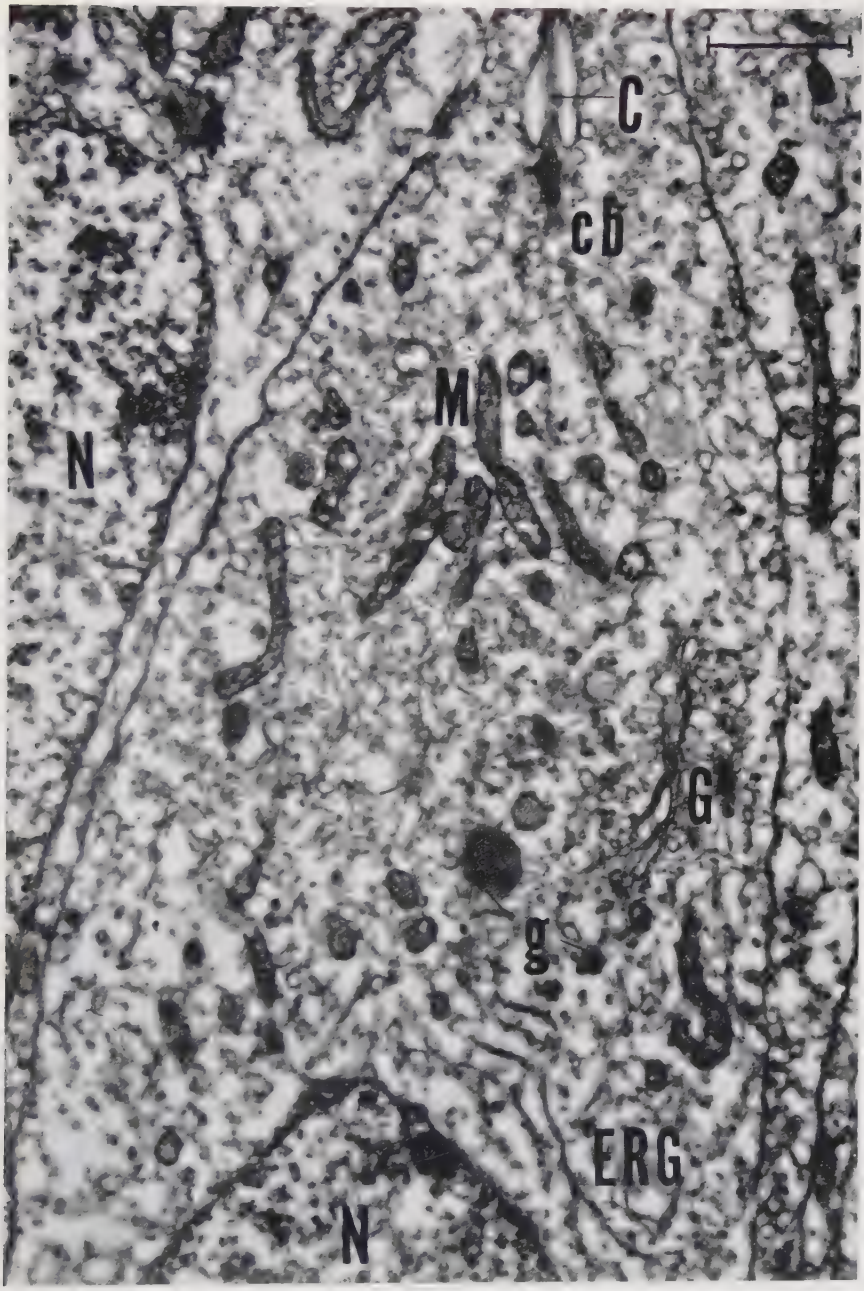
La microscopie électronique nous a révélé un aspect bien différent de celui du lobe antérieur. Les *cellules péricavitaires* sont d'une variété spéciale. Elles contiennent fréquemment des inclusions lipidiques (fig 98) et des inclusions globulaires hétérogènes semblables à celles du tissu axial; on peut les considérer comme des lysosomes. La colloïde cavitaire contient plusieurs sortes de particules, principalement de petites sphérules cytoplasmiques comme dans le lobe antérieur : elles confèrent sans doute à la colloïde ses propriétés de colorabilité par le PAS, l'AF et le bleu alcian. En plus, on observe des strates d'un matériel plus grossier, formé de débris cellulaires (vésicules, lysosomes, granules de sécrétat de 100 millimicrons), dont une partie pourrait provenir des *cellules en dégénérescence,* nombreuses.

Les *cellules à granules* existent à tous les niveaux de l'épithélium; mais la membrane basale en supporte le plus grand nombre. Beaucoup de cellules ne contiennent que de rares granules. Leur structure cytoplasmique est banale. Ainsi, la cellule de la figure 99 en montre quelques-uns, de tailles diverses. Sa *polarité* est soulignée par la présence d'une zone de Golgi, et l'on voit quelques rangs de membranes ergastoplasmiques à droite du noyau. Ce qui n'empêche pas qu'il y ait un *cil* à la partie supérieure, dans un canal qui devait conduire jusque dans la cavité du lobe, pourtant éloignée de plus de 10 microns. Les cellules du lobe ventral apparaissent donc polyvalentes, comme celles du lobe antérieur.

La figure 100 montre une autre cellule située au sein de l'épithélium. On y observe des granules divers, de 100 à 1100 millimicrons. A gauche, un autre corps cellulaire ne contient que de petits granules, de 100 millimicrons pour la plupart.

Le long de la basale, on trouve à la fois : 1) des cellules à granules de 400 millimicrons à 1 micron, qui correspondent certainement à la *cellule basophile du lobe ventral;* 2) des *cellules à petits granules* (70-100 millimicrons). Cette *dualité cellulaire* est surprenante, car jamais nous n'avons pu soupçonner, dans les coupes histologiques, la présence de deux sortes de cellules endocrines granulées. On peut penser que les granules sont trop peu nombreux pour permettre leur identification au microscope ordinaire, avant que leur diamètre n'atteigne le 1/3 de micron nécessaire pour qu'ils deviennent visibles séparément. Les granules ne sont jamais aussi abondants que dans le lobe antérieur. Nous appellerons *cellule V* la cellule du lobe ventral sécrétant de gros granules, car nous savons qu'elle correspond à la cellule basophile dont les propriétés sont connues. Nous désignerons sous le nom de *cellule X* la cellule à petits granules, dont nous ignorons les propriétés histochimiques. Il se peut que les cellules similaires du lobe antérieur soient des cellules X.

Fig. 99 - Cellule glandulaire ciliée, assez profondément enfoncée dans l'épithélium glandulaire du lobe ventral. - Abréviations : g = granules V probables; cb = corpuscule basal du cil C. - M. E., 19 250 x.


C
cb
M
N
G
g
ERG
N

M
g
?
G
M
g
N
N

3) CELLULES DU LOBE NEURO-INTERMÉDIAIRE

Le lobe neuro-intermédiaire de la Roussette est composé d'éléments nerveux et de cellules dérivées de la poche de Rathke, ou *cellules intermédiaires* (fig. 101).

Les éléments nerveux comportent : des fibres (fibres neurosécrétoires préoptico-hypophysaires, prolongements névrogliques) et des cellules Nous avons montré que les « pituicytes parenchymateux » sont des cellules de Boeke, peut-être modifiées. Il existe un autre type de pituicytes : les *petites cellules névrogliques* auxquelles sont dus les prolongements. Elles contiennent souvent des inclusions lipidiques.

Les cellules intermédiaires nous paraissent former une seule et même catégorie de cellules endocrines, que les travaux expérimentaux désignent comme la source de l'hormone mélanocytaire (MSH). Celles qui sont situées en retrait de la couche péricapillaire, entre les fibres des digitations nerveuses, ont une forme et des propriétés tinctoriales un peu différentes. Il ne faut pas les regarder comme des pituicytes, car elles conservent le cytoplasme finement granuleux, PAS-positif, acidophile, caractéristique de toutes les cellules intermédiaires. Simplement, ces propriétés s'exarcerbent. Ces cellules dispersées sont touchées par un certain nombre de *transformations hypertrophiques :* dilation et polymorphisme nucléaire, amitoses (cellules binucléées), déformations du corps cellulaire évoquant un amoeboïdisme, formation de grandes vacuoles. Certaines cellules paraissent être franchement en *dégénérescence.* On peut envisager l'éventualité, soit d'une dégénérescence résultant de l'éloignement des vaisseaux, soit d'une action exercée par les éléments nerveux.

Nous avons parlé d'un cytoplasme finement granuleux, non de granules. Dans beaucoup de travaux anciens, on a assimilé à des granules tous les sécrétats colorables dans les cellules hypophysaires. La microscopie électronique a imposé plus de prudence. Dans le cas des cellules intermédiaires, bien différentes en ceci des cellules T, la colorabilité est diffuse, peu intense. Seule la fuchsine d'Altmann nous avait permis de voir des *granulations acidophiles* nettes. En pratiquant l'imprégnation argentique de Da Fano, suivie d'une coloration au bleu de toluidine, on met en évidence un *appareil de Golgi* paranucléaire bien développé, orienté vers les capillaires, à partir duquel les granules colorés en bleu paraissent découler vers les vaisseaux, dans le pôle sécréteur allongé.

Certaines images obtenues avec le microscope électronique (fig. 71)

Fig. 100 - Même coupe que fig. 99. - Cellule V à granules de différents diamètres. - (?) = granule V en lyse? - g (à gauche) = granules X dans la cellule voisine. - M. E., 17 000 x.

montrent, dans des cellules peu chargées de sécrétat, des granules naissant près de l'appareil de Golgi. Mais cette étude nous a révélé aussi que toutes les cellules ne contiennent pas des granules. Ceux-ci, dans les cellules en charge (fig. 103), sont très dispersés au sein du cytoplasme. Les dimensions des granules intermédiaires, ou *granules I,* sont en moyenne de 200 millimicrons, avec un intervalle de variation de 100 à 300 millimicrons pour le diamètre réel, le granule étant supposé sphérique. Le maximum se situe vers 250 millimicrons. On note la présence de grands *amas de microvésicules* parmi les granules.

Le *fond cytoplasmique* des cellules intermédiaires, ou *cellules I,* n'est pas moins caractéristique. Sa fragilité nous a causé des déboires dans la fixation ou l'inclusion de ce tissu. Nous y observons un feutrage de formations fibrillaires, membranaires et vésiculaires très fines, mais pas de reticulum endoplasmique et pas d'ergastoplasme.

Ces observations nous obligent à admettre que les propriétés tinctoriales et histochimiques des cellules I sont dues, non pas à leurs granules, mais essentiellement à ce fond cytoplasmique particulier. Nous n'avons toutefois pas été en mesure de le vérifier directement.

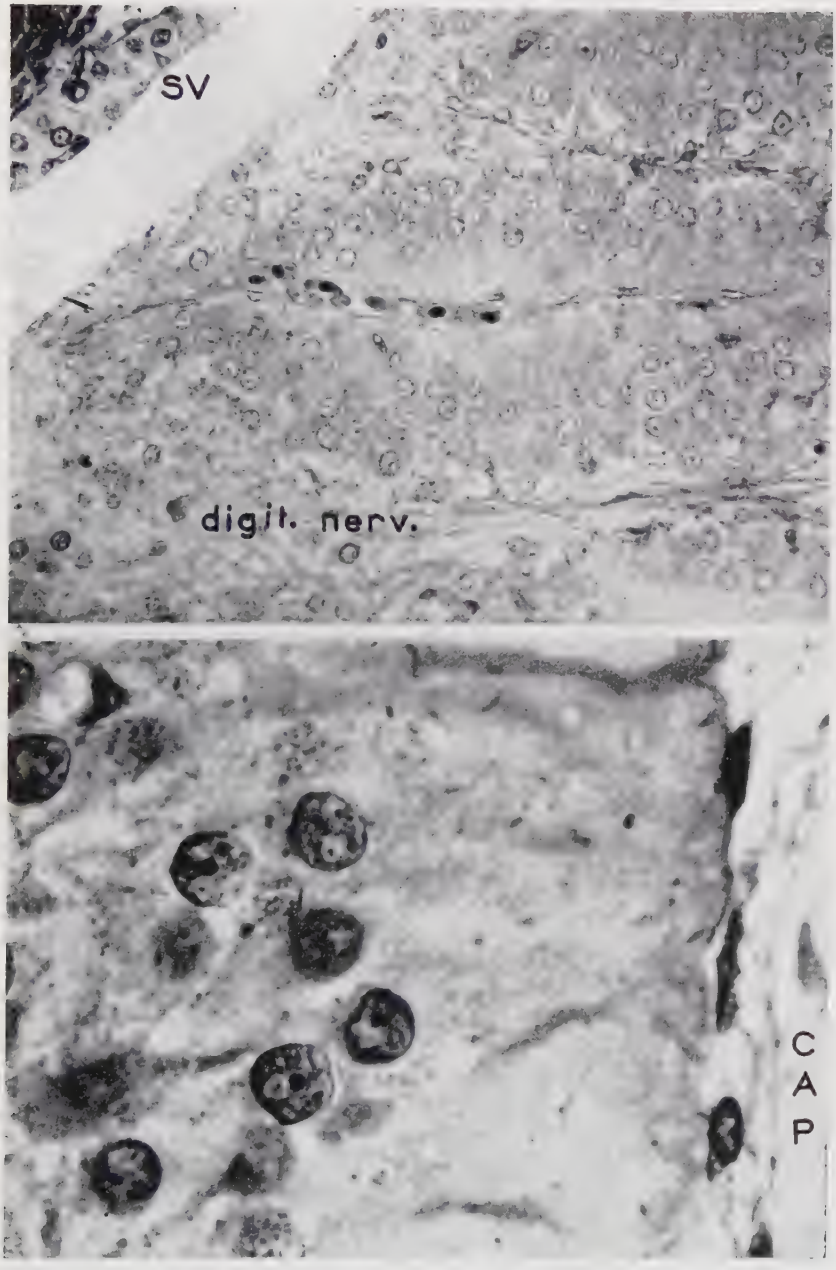
Parmi les cellules I péricapillaires, certaines présentent des signes de dégénérescence. C'est le *stade à globules* de Della Corte, qui pour nous ne constitue pas un stade normal de la sécrétion de l'intermédine. La transformation commence par une hyperchromasie. Puis apparaissent des globules cytoplasmiques, en nombre limité, tout à fait semblables à ceux que l'on observe dans la paroi dorsale de la queue du lobe antérieur et dans les nids de cellules claires de la région chromophile de la QLA chez *Scyliorhinus stellaris.* Ces globules sont très fortement acidophiles et PAS-positifs. Comme l'a signalé Della Corte, on les rencontre surtout dans les hypophyses des femelles en pleine activité reproductrice. Ce processus aboutit sans doute à la mort cellulaire.

4) FONCTIONS POSSIBLES DES CELLULES T, Q, V et I

Les chercheurs actuels admettent, au moins comme une hypothèse de travail fructueuse, que la sécrétion des différentes hormones hypophysaires est effectuée par des catégories cellulaires distinctes, probablement séparées en lignées indépendantes dès les stades embryonnaires. La distribution régionale des cellules T, Q, V et I dans l'hypophyse de la Roussette, dans laquelle elles caractérisent chacune des

Fig. 101 - Aspect histologique du lobe neuro-intermédiaire, en bordure de l'infundibulum. - PAS - bleu alcian.

Fig. 102 - Détail de cellules I péricapillaires, montrant l'aspect granuleux de leur cytoplasme.


SV
digit. nerv.
CAP

1
2
g
?
3

subdivisions anatomiques (TLA, QLA, LV et LNI), offre la possibilité de vérifier cette hypothèse mieux que chez tout autre Vertébré.

Les informations que nous avons sur le rôle de chacune de ces cellules reposent sur des données de trois sortes : les variations de la structure des cellules au cours de la vie de la roussette, l'étude d'un cas pathologique et l'expérimentation.

A - VARIATIONS NORMALES DES CELLULES ENDOCRINES

Les variations manifestées par la tête du lobe antérieur et par le lobe neuro-intermédiaire sont assez faibles et peuvent être mises sur le compte de la simple croissance. En les décrivant, on court le risque d'être la victime d'impressions fallacieuses, qui résultent le plus souvent d'une observation particulière. Par contre, la queue du lobe antérieur et le lobe ventral subissent, au cours de la vie de l'animal, des transformations profondes, dont nous allons donner la chronologie approximative.

Cellules Q

La queue du lobe antérieur est acidophile chez le jeune, presque chromophobe chez l'adulte. Nous avons étudié cette transformation du point de vue histologique et cytologique. Voici le relevé d'une série de cas, répartis en trois classes : 1) type chromophile; 2) types intermédiaires, ou QLA chromophobe sans cellules nettement dilatées, enfin 3) type chromophobe à grandes cellules claires.

1) *QLA à cellules Q en charge :* N^{os} 67' - 69 - 70 - 152 - 174 - 188 - 203 - 206 - 280 - 282 - 283 - 284 - 288 - 289 - 290 - 291 - 292 - 294 - 299 - 300 - 302 - 306 - 308 - 310 - 311 - 313 - 315 - 320 - 321 - 322 - 325 - 327 - 328 - 329 - 330 - 332.

Cette classe contient presque tout le lot des *mâles,* même des mâles très mûrs : ce sont les N^{os} 152 - 282 - 283 - 284 - 306 - 308 - 311 - 320 - 321 - 322. En se référant au Tableau III, on constatera que les N^{os} 67' - 69 - 174 - 188 - 206 - 288 - 289 - 290 - 291 - 292 - 294 - 299 - 300 - 313 - 315 - 325 - 328 - 329 - 332 sont des *femelles immatures* ou, parfois, débutantes (ovaire de 10-15 g). C'est la majorité. Il y a seulement trois femelles en pleine activité génitale : N^{os} 70 - 203 - 280; la première avait des coques en formation. On relève enfin la présence de quelques femelles mûres dont l'ovaire a subi l'*atrésie* à la suite de l'élevage expérimental : N^{os} 302 - 310 - 327 - 330.

Fig. 103 - Cytoplasme de trois cellules intermédiaires. - Structure finement fibrillaire très caractéristique, sans doute responsable du caractère PAS^{+}. - Granules d'un diamètre variable, hétérogènes. - Amas de corpucules denses (microvésicules ou granules en lyse) ? - M. E., 24 750 x.

TABLEAU IV

Propriétés tinctoriales des cellules endocrines

Méthodes :	cellule I	cellule T	cellule Q	cellule V	colloïde
trichrome de Masson	rouge brun	rouge brun	rouge brun	bleu-ciel	bleue
trichrome de Cleveland-Wolfe	gris violacé	rouge-sang	rouge-brique	bleu-ciel	bleu-ciel
colorants à pouvoir de diffusion élevé	+	+ +	+ +	0	+ ou − −
periodic acid - Schiff	rose	magenta	± rose	rose à rouge	magenta
aldéhyde-fuchsine après oxydation permanganique	rose pâle	rose pâle	0	rose à rouge vif	rouge vif
bleu alcian pH 0,2	à peine colorée	0	0	?	verte
bleu alcian pH 3	à peine colorée	0	0	?	bleue
bleu alcian pH 3, après oxydation permanganique	à peine colorée	bleu pâle	0, sauf ergastoplasme	bleu pâle (zone de Golgi) à bleu foncé (granules)	bleu foncé
hématoxyline chromique-phloxine de Gomori-Bargmann	rose	rouge	rose	grise	bleu noir
bleu de méthasol suivant Klüver et Barrera	0	0, sauf « *liposomes* » parmi les granules	0	0	0
vert de méthyle - pyronine suivant Kurnick	ergastoplasme réduit ou nul	ergastopl. net au stade dégranulé seulement	ergast. net, grand	pas d'ergastoplasme	rose
Organites celluiaires responsables des propriétés tinctoriales :	structures fines (fibrilles, etc.) du fond cytoplasmique - granules (?)	sauf mention spéciale, granules T	sauf mention spéciale, granules Q	zone de Golgi et granules V	surtout sphérules cytoplasmiques

2) *QLA chromophobe, ou peu chromophile,* sans grandes cellules claires; nous y comptons 50 roussettes, qui ont une queue du lobe antérieur « neutre ». Ce sont en majorité des *femelles mûres.*

3) *QLA à grandes cellules claires.* Les individus ayant une structure de la QLA conforme à la figure 85 sont rares. On relève la présence, dans ce groupe, de quelques très grosses femelles, à glandes nidamentaires très développées : N^{os} 68 - 164 - 172. Les N^{os} 76 et 80 sont pourtant des femelles plus normales. Le N^{o} 72 est une femelle dont l'ovaire n'a pas encore achevé sa croissance.

La dégranulation des cellules Q est donc un phénomène physiologique survenant à une période variable de la vie de la roussette. Elle pourrait ne pas être toujours définitive. Elle concorde plus ou moins avec l'acquisition de la maturité sexuelle chez les femelles, mais ne se produit généralement pas chez les mâles.

Le même phénomène s'observe chez la Raie sans doute, car les raies adultes que nous avons examinées avaient un lobe antérieur peu chromophile, comparé à celui de RJ_1. Les recherches de Della Corte et Chieffi ont montré que les variations de l'acidophilie de la QLA existaient aussi chez *Scyliorhinus stellaris* et chez *Torpedo marmorata* Nous pensons que c'est à ce phénomène que les anciens auteurs italiens (Ranzi, etc.) faisaient allusion, lorsqu'ils décrivaient la diminution de la quantité de sécrétat acidophile dans le lobe antérieur, plutôt qu'à des variations, plus discrètes, des cellules T.

Della Corte nomme *cellules* α les cellules acidophiles du « sac dorsal » de *Sc. stellaris* jeune. Chez la femelle en ponte, il voit au même endroit des *cellules* δ *à colloïde* dont le contenu est variable. Nous avons retrouvé cette image chez la seule roussette de cette espèce que nous ayons pu étudier, et qui était une femelle débutante, ayant dans ses oviductes des *coques vides,* de dimensions réduites, comme en produisent souvent les femelles jeunes. Les *cellules* δ sont nettement acidophiles, aussi pensons-nous que la *cellule* α et la *cellule* δ de Della Corte correspondent toutes deux à notre *cellule Q,* dont elles représentent deux stades différents. On se rappellera, en effet, que cet auteur n'a pas pu donner de caractères vraiment nets pour sa *cellule* δ, qui, d'après lui, serait normalement dans un état de dégranulation. Ses photographies en couleur nous ont permis de reconnaître dans ses *cellules* δ *typiques* et dans ses *cellules* δ *à masse colloïde* des *cellules péricavitaires banales,* que l'on peut rencontrer tout le long des cavités de l'hypophyse, même dans le lobe ventral. Ses déterminations ne respectent d'ailleurs nullement les critères très précis proposés par Herlant et par ses collaborateurs, mais accordent un plein crédit aux teintes obtenues par l'application de méthodes particulières telles que les trichromes de Galgano, d'où son erreur.

En ce qui concerne plus particulièrement les cellules Q, il convenait d'essayer de vérifier l'observation de cet auteur signalant l'abondance de ces éléments endocrines chez les femelles en ponte. Nous avons

donc revu les hypophyses des N^os^ 68 - 70 - 132 - 142 - 293. Ces hypophyses n'ont rien de spécial. La femelle 68 est un stade à cellules claires; la femelle 70 a des cellules Q granulées. Les autres sont « neutres ». Le phénomène signalé chez *Sc. stellaris* par Della Corte ne se retrouve donc pas chez *Sc. caniculus*.

Cellules V

Le lobe ventral présente des degrés de développement très différents suivant les individus : vésicule épithéliale simple, du type embryonnaire, à paroi mince – stade du début du plissement – stade plissé, sans cellules V distinctes – stade plissé, avec cellules V distinctes – stade plissé, avec cellules V très développées ou contenant des granules de grandes dimensions. Le tableau V résume nos observations (relevé de 94 cas).

TABLEAU V

Différenciation du lobe ventral de l'hypophyse

(relevé de 94 cas)

Lobe ventral au stade = / Roussettes =	non plissé	en plissement	plissé		
			sans cell. V distinctes	avec cell. V distinctes	cell. V avancées
Mâles	5 (dont 2 mûrs)	5 (mûrs)	3 (mûrs)	2 (mûrs)	0
Femelles immatures	7	3	11	7	1
Femelles adultes fertiles	0	3	4	24	13
Femelles à ovaire atrétique	0	2	2	2	0

Comme pour la queue du lobe antérieur, on note chez les mâles une tendance accusée à conserver une structure hypophysaire peu évoluée et même embryonnaire. La différence avec les femelles est encore plus nette quand on étudie le lobe ventral. Il est surprenant de constater que deux des mâles fertiles, contenant du sperme, avaient un lobe ventral non plissé et histologiquement indifférencié, surtout quand on sait que le lobe ventral est la seule partie de l'hypophyse qui détienne les fonctions gonadotropes, d'après les expériences d'ablation de Dodd et coll. La *différenciation de cellules* V histologiquement apparentes concorde, *chez les femelles,* avec l'*acquisition de la maturité sexuelle* et s'accompagne d'une croissance importante du lobe. Cette corrélation est meilleure que dans le cas de la dégranulation de la QLA. Les mitoses sont nombreuses au moment de la puberté.

B - ETUDE D'UN CAS PATHOLOGIQUE

Dodd (1960 a) attribue au lobe ventral la sécrétion de l'hormone thyréotrope. Il avance, comme l'une des preuves de cette fonction, l'observation d'une roussette qui présentait à la fois un *goitre* et une *hypertrophie du lobe ventral.*

Nous avons observé un cas semblable, présenté dans le Tableau III sous le n° 106. Cette femelle avait une apparence extérieure normale. Elle était particulièrement bien développée : 63 cm de longueur, 875 g de poids total. En prélevant l'hypothalamus pour une étude histologique, notre attention a été attirée par un renflement anormal dans la région de la fosse pituitaire occupée par le lobe ventral. A la dissection, on pouvait reconnaître que celui-ci était anormalement gros, arrondi, et mesurait 4 millimètres de diamètre. Sa cytologie est normale, avec des cellules V hypertrophiées et une masse de colloïde importante dans la cavité. Les axes conjonctivo-vasculaires des plis ventraux sont extraordinairement développés. Le reste de l'hypophyse est bien développé, sans plus.

La *thyroïde* n'a pas été pesée, mais on peut évaluer son poids à 500 milligrammes environ, c'est-à-dire qu'elle était anormalement grande, boursouflée, et envahissait toute la case intermusculaire où elle est logée. Son aspect histologique atteste une *stimulation intense,* alors que la thyroïde est normalement inerte chez la Roussette : cellules hautes, avec accumulation de granules alcian-positifs (colloïde intracellulaire) au pôle cavitaire, colloïde cavitaire tantôt abondante tantôt nulle, suivant les vésicules, plissement et bourgeonnement intenses de l'épithélium.

L'ovaire est complètement atrophique. On n'y rencontre plus que de rares ovules de petite taille, tandis que la maturation des cellules germinales paraît bloquée. Celles-ci forment des replis et des tubules en relation avec l'épithélium germinal, donnant une *structure testiculoïde,* difficile à interpréter. Le poids de l'ovaire est de 3,5 g, aussi faible que chez une roussette immature. Le *foie* montre une surcharge lipidique extrême, compte tenu du stade du cycle : 100 ml de volume total, pour un poids de 92 g. On peut envisager ceci comme la conséquence de la suppression de la vitellogenèse, cette femelle ayant probablement été fertile auparavant. Ses *glandes nidamentaires* ont régressé à 1,6 g (valeur normale : 10-15 g) et son tractus génital tout entier semble avoir régressé après un développement normal, comme cela arrive chez les roussettes dont l'ovaire subit une atrésie résultant de l'élevage. La *glande interrénale* nous a paru normale.

Si le lobe ventral est à la fois gonadotrope et thyréotrope, on s'explique mal que son hyperplasie ait comme conséquences, en même temps, une atrophie profonde de l'ovaire et une stimulation extraordinaire de la thyroïde. Cette observation confirme toutefois la fonction thyréotrope du lobe, bien que nous ne sachions pas quelle est la cellule en cause. On peut songer à l'existence d'un antagonisme entre les deux cellules V et X, ou à un antagonisme thyréo-gonadique.

Il convient de signaler la relation que pourrait présenter le *dimorphisme sexuel du lobe ventral* avec le *dimorphisme sexuel de la thyroïde*. Cette dernière, en effet, ne pèse que 10 g environ chez les mâles, tandis qu'elle atteint couramment plus de 50 g chez les femelles d'un certain âge, et même plus de 100 g chez les femelles débutantes (record : 240 g). Ce fait, d'après MATTY (1960), a déjà été remarqué par plusieurs auteurs.

C - ANALYSE EXPÉRIMENTALE

Les premiers résultats d'une série d'expériences que nous avons entreprises concernent seulement les fonctions du lobe ventral. Nous ne faisons que confirmer les résultats de DODD et coll., mais en tirant certaines conclusions que ces auteurs ne pouvaient pas envisager.

Diverses lésions de l'éminence médiane et des lobes hypophysaires eux-mêmes, mentionnées dans le Tableau III, n'ont jamais produit d'effets observables sur l'hypophyse, même après des délais de 4 mois, sauf dans le LNI (MELLINGER, 1963).

La femelle n° 181 pond, malgré l'ablation complète du lobe antérieur et celle du lobe neuro-intermédiaire, dont il subsiste cependant un faible reste. Le n° 185 pond, malgré la section complète du faisceau hypothalamo-hypophysaire à sa sortie de l'éminence médiane, section qui s'est manifestée par une accumulation neurosécrétoire et par une modification des cellules intermédiaires (envahissement ergastoplasmique et mélanisation de l'animal). Il en est de même chez le n° 187.

Chez la roussette n° 192, les deux glomérules sont détruits, le LNI est modifié et la QLA est atrophiée par suite de l'introduction d'une lamelle de polytène entre elle et l'éminence médiane. Chez le n° 208, on a enlevé complètement la tête du lobe antérieur, sans léser la voie neurosécrétoire, ce qui n'était pas le cas dans les roussettes précédentes. Chez le n° 212, c'est la QLA qui fait défaut. Chez la roussette n° 217, on a procédé à l'ablation complète de cette partie et du LNI, et cela non plus n'empêche pas la femelle, dont les chromatophores sont alors contractés, de pondre normalement. Il en est de même chez la femelle n° 219.

Parmi les opérés qui sont décédés avant le délai de 4 mois imposé, nous avons relevé à l'autopsie, l'animal étant formolé, des cas où la ponte était en train, malgré la destruction totale de l'hypothalamus. Chez une femelle opérée vers le 20. 10. 1960, l'hypothalamus et la portion juxta-neurale de l'hypophyse étaient entièrement détruits par suite d'une corrosion, la blessure étant restée ouverte en notre absence. Or, au moment du décès, survenu le 23. 2. 1961, soit 4 mois plus tard, cette roussette avait une ponte prête dans ses utérus. L'ovaire était en parfait état.

Ces expériences, encore fragmentaires, confirment que *la fonction gonadotrope est localisée exclusivement dans le lobe ventral*. Nous y voyons aussi la preuve que *cette fonction ne dépend nullement de l'hypothalamus*, ce que nos observations anatomiques faisaient prévoir. En

établissant l'originalité de la structure du système hypophysaire de la Roussette, nous montrons donc qu'il faut en attendre des conséquences importantes pour l'endocrinologie des Poissons Elasmobranches. Le lobe ventral est la seule partie de l'hypophyse dont l'ablation élective ait pu tenter les expérimentateurs, qui ne connaissaient pas au juste la composition du reste de la glande. Sans le savoir, ils supprimaient ainsi l'une au moins des catégories de cellules endocrines, les cellules V. D'autre part, la contre-expérience qui consistait à enlever toute la partie juxta-neurale de l'hypophyse était d'une réalisation encore plus facile, et permettait de démontrer que les fonctions génitales n'étaient pas affectées par la suppression du lobe antérieur et du lobe neuro-intermédiaire. Sans le savoir, ces expérimentateurs montraient du même coup l'indépendance du lobe ventral et des fonctions génitales vis-à-vis de l'hypothalamus.

L'analyse du fonctionnement de l'hypophyse des Elasmobranches se limite donc actuellement à deux éléments du système hypothalamo-hypophysaire : LNI et LV. Nul doute qu'elle ne puisse être étendue aux autres (QLA et TLA); pour ceux-ci, il faudra tenir compte de leurs relations vasculaires avec l'éminence médiane, dont le rôle reste complètement inconnu.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les résultats de cette étude sont de deux ordres. En étudiant complètement l'hypophyse d'un Elasmobranche-type, la Roussette *Scyliorhinus caniculus* (L.), et en généralisant quelque peu nos observations, nous avons montré que la glande hypophysaire de ces Poissons possède une organisation très complexe, qui leur est propre. C'est le point de vue de la Zoologie et de l'Anatomie comparée. Comme les Téléostéens, les Elasmobranches ont une hypophyse dans laquelle les cellules endocrines sont distribuées d'une manière régionale. Chacune des régions présente avec l'hypothalamus des relations neuro-vasculaires particulières, ou bien n'en présente aucune (cas du lobe ventral). Chaque classe de Vertébrés Pisciformes a donc un type d'hypophyse spécial.

Le deuxième point de vue est celui de la Physiologie. Faute de connaître les relations neuro-vasculo-glandulaires dans la région hypophysaire des Elasmobranches, il était difficile d'aborder l'analyse expérimentale des fonctions hypophysaires et hypothalamiques avec profit ou de tirer certaines conclusions importantes des travaux déjà effectués. Mais l'intérêt physiologique de l'hypophyse de Sélacien nous paraît dépasser le cadre systématique. La distribution régionale des structures (des cellules glandulaires, mais aussi de l'innervation et de la vascularisation), ainsi que l'accessibilité et les grandes dimensions de la glande, font de cette hypophyse un matériel très favorable pour résoudre de nombreux problèmes de l'Endocrinologie générale. L'ablation élective d'une de ces régions supprime totalement une des catégories cellulaires, ce qui est une possibilité exceptionnelle en Endocrinologie et devrait permettre des travaux très précis.

1) L'HYPOPHYSE DE LA ROUSSETTE COMME TYPE D'HYPOPHYSE DES ELASMOBRANCHES

A - PARTIES DE LA GLANDE

On désigne actuellement sous le nom de *neurohypophyse* toute la région du sac infundibulaire dans laquelle se terminent les fibres hypothalamo-hypophysaires. Chez les Mammifères, Oiseaux et Reptiles, chez les Batraciens surtout, la neurohypophyse est subdivisée en deux parties distinctes, l'une contenant les *terminaisons proximales,* appelée *éminence médiane,* l'autre contenant les *terminaisons distales,* le *lobe nerveux* proprement dit. Ces deux parties sont en relation avec le lobe antérieur de l'hypophyse par des vaisseaux portes hypophysaires.

Chez les Tétrapodes, l'éminence médiane est recouverte par le *lobe*

tubéral. Chez la Roussette, le lobe antérieur fait de même, et cela a incité certains auteurs à le considérer comme l'équivalent du lobe tubéral, jusqu'à prétendre que le lobe antérieur des Sélaciens n'avait aucune importance physiologique et que le lobe ventral était la partie correspondant au lobe antérieur, ou distal, des Vertébrés supérieurs. C'est une erreur. La seule partie qui soit vraiment en contact large avec l'éminence médiane, chez la Roussette, est la paroi dorsale de la tête du lobe antérieur, la *lame tubérale,* qui est justement la région la moins différenciée de toute la glande. La paroi dorsale de la queue du lobe ne s'y rattache que par le raphé médio-dorsal, d'une manière lâche et assez variable. La crête médio-ventrale correspondante de l'éminence médiane supporte les vaisseaux portes hypophysaires. En somme, la *QLA est une région retirée de l'éminence médiane,* une région faisant le pont entre deux autres, qui sont seules intimement unies à la neurohypophyse et proches des terminaisons nerveuses.

La queue du lobe antérieur a été distinguée par très peu d'auteurs. Chez la Roussette, comme chez les autres espèces que nous avons étudiées, elle ne forme pas un lobe séparé. Mais Burckhardt a décrit chez *Scymnus lichia* un *lobus medianus,* et Pokorny en retrouve un *(Mittelteil)* chez l'Ange *(Squatina angelus)* qui semble bien correspondre à la QLA des autres Elasmobranches.

L'hypophyse des Elasmobranches est donc formée des parties suivantes : 1) l'*éminence médiane antérieure et postérieure;* 2) le *processus infundibulaire,* différencié en sac vasculaire, dont une portion ventrale fait office de tige pituitaire (transit des fibres nerveuses et des vaisseaux); 3) le *lobe neuro-intermédiaire* [1], dans lequel les fibres neurosécrétoires préoptiques sont insérées sur les mêmes vaisseaux que les cellules intermédiaires, sauf chez des espèces comme la Raie, qui possède dans le centre de ce lobe un territoire où les vaisseaux sont à peu près libres de cellules et où les fibres contiennent des accumulations de neurosécrétat périvasculaires; 4) le *lobe rostral* ou tête du lobe antérieur, situé contre l'éminence antérieure; 5) le *lobe médian* ou queue du lobe antérieur, en rapport à distance avec l'éminence médiane postérieure; 6) le *pédoncule interhypophysaire,* surtout développé chez les Batoïdes; 7) le *lobe ventral,* partie séparée de l'éminence médiane, seule « portion intrasellaire » chez les Elasmobranches.

B - CATÉGORIES DE CELLULES ENDOCRINES

Seuls Della Corte et Chieffi ont publié une étude complète des types cellulaires de l'hypophyse des Elasmobranches. Nous avons indiqué les raisons qui nous font rejeter les interprétations de ces auteurs en ce qui concerne les *cellules* α et δ, que nous rapportons à notre cellule Q. Même sans tenir compte de nos résultats, on remarque que les critères sur lesquels se basent ces chercheurs pour identifier les cellules hypophysaires aux types de Romeis et de Herlant ne correspondent pas à

[1] Chez *Squalus,* lobe nerveux et lobe intermédiaire distincts (Meurling, 1962).

ceux qu'emploient la plupart des autres auteurs. Leur *cellule* β est la même que notre cellule T, sans le moindre doute. Or, comme l'a bien noté aussi Della Corte dans sa publication (1961 a), ces cellules sont franchement acidophiles ! Si l'on veut à tout prix leur trouver un équivalent parmi les types de Romeis, c'est à la cellule γ qu'il faut s'adresser.

Pour nous, l'identité de la *cellule rouge-brique* signalée par Gabe (1958) reste douteuse, puisque cette teinte, suivant les conditions de la coloration, est prise par les cellules T ou par les cellules Q. La présence de groupes - SH pourrait peut-être effacer ce doute. D'après les auteurs italiens, c'est la *cellule* α qui présente ces réactions chez *Sc. stellaris*. Or, Gabe suggérait qu'il pouvait s'agir d'une cellule γ, opinion valable si l'on ne tient compte que de l'histologie.

Della Corte n'a pas cherché à rapporter la cellule V à un type cellulaire de Romeis. D'après ses déterminations, il ne resterait guère que le type γ, qui ne convient évidemment pas, pas plus que le type ε. Ces difficultés ne sont pas les seules que rencontre son interprétation. Il n'est pas possible d'aller à l'encontre de toute la littérature parue sur cette question, en particulier des résultats de Dodd et de ses collaborateurs, qu'il cite en les critiquant.

On a parfois affirmé que les types cellulaires de Romeis devaient se retrouver chez tous les Vertébrés, généralisation prématurée, puisque les Sélaciens et les Agnathes étaient à peine connus. Si l'on peut ne pas tenir compte du cas moins difficile de la cellule I, il faudrait procéder à l'identification des cellules T, Q, V et peut-être X, aux cellules α, β, γ, δ et ε, ce qui est naturellement impossible. Notre nomenclature spéciale trouve dans cette incompatibilité sa justification.

Une comparaison avec les cellules hypophysaires des Téléostéens nous semble plus profitable. Comme chez la Roussette, on connaît quatre types de cellules bien apparentes, dans quatre régions disposées de la même manière. Les cellules thyréotropes découvertes récemment sont peut-être apparentées à nos *cellules à petits granules* ou cellules X. Au microscope électronique, les ressemblances sont des plus frappantes (cf. Follenius, 1962).

C - COMPARAISON AVEC L'HYPOPHYSE DES TÉLÉOSTÉENS

Alors que tout rapprochement avec les Tétrapodes ne ferait que souligner des différences fondamentales, on peut rechercher des ressemblances avec les Téléostéens. On voit immédiatement que le lobe rostral correspond à la *pro-adénohypophyse,* le lobe médian à la zone acidophile de la *méso-adénohypophyse,* le lobe ventral à la zone ventrale, cyanophile, de cette même région, le lobe neuro-intermédiaire trouvant ici un équivalent certain. L'hypophyse des Téléostéens serait donc un condensé de celle des Elasmobranches, y compris l'éminence médiane. Les propriétés tinctoriales sont comparables. La pro-adénohypophyse présente souvent une petite *zone tubérale* (cf. Follenius) contre le tissu nerveux. Chez des espèces primitives (Salmonidés, Clu-

peidés, Apodes), elle possède une structure folliculaire (cf. Olivereau, 1954).

D - SYSTÈME PORTE HYPOPHYSAIRE

Si l'on considère l'éminence médiane comme une partie intégrante de l'hypophyse, on parlera d'un *système vasculaire porte hypophysaire*, et non plus « hypothalamo-hypophysaire ». Un tel système existe chez la Roussette entre l'éminence et la QLA.

On retrouve aisément, chez ce Sélacien, un fait que les chercheurs spécialisés dans l'étude des Mammifères ont découvert beaucoup plus laborieusement. La présence d'un système porte hypophysaire n'intéresse pas toutes les cellules endocrines, mais seulement certaines d'entre elles. Les fonctions hypophysaires contrôlées par l'hypothalamus ne sont pas les mêmes dans toutes les espèces, et elles le sont plus ou moins impérativement. De plus, ces dernières années, on a démontré que toutes les fonctions hypophysaires n'étaient pas commandées à partir de zones quelconques, mais à partir de *régions spéciales de l'éminence médiane :* il y aurait une région contrôlant la sécrétion de l'hormone TSH, une autre pour l'hormone LH, etc., et une spécialisation parallèle des neurones hypothalamiques neurosécrétoires.

Chez la Roussette, la simple étude anatomique met en évidence deux systèmes parallèles. La voie vasculaire allant de l'éminence médiane antérieure vers la TLA est la moins différenciée. *La voie reliant les deux glomérules à la QLA est très différenciée, ajustée d'une manière précise à cette région de l'hypophyse. La cellule Q apparaît exactement dans son territoire d'irrigation.* En généralisant, on peut faire observer que l'hypophyse de la Roussette se réduit facilement à un *modèle*, dans lequel on distingue quatre éléments, ou *unités histophysiologiques*, complètement séparés, chacun possédant ses propres connexions neuro-vasculaires et son type cellulaire particulier :

Elément N° 1 : terminaisons neurosécrétoires de l'éminence antérieure ➢ plexus périneural antérieur (libre et intercalaire) ➢ plexus capillaire de la TLA ➢ cellules T ➢ collecteur central ➢ veine hypophysaire.

Elément N° 2 : terminaisons neurosécrétoires de l'éminence postérieure ➢ plexus primaire glomérulaire ➢ vaisseaux portes hypophysaire ➢ plexus secondaire de la QLA ➢ cellules Q ➢ sorties veineuses vers la VH.

Elément N° 3 : veines afférentes latérales et vaisseaux du sac vasculaire ➢ plexus secondaire du lobe neuro-intermédiaire, avec cellules I et terminaisons préoptiques ➢ sorties vers la veine hypophysaire.

Elément N° 4 : (pas d'innervation connue) artères cérébrales communes ➢ plexus capillaire du lobe ventral ➢ cellules V ➢ sorties veineuses dans la veine hypophysaire.

E - PLEXUS PÉRINEURAL ET PLEXUS PRIMAIRE

Chez les Tétrapodes et chez les Dipneustes, le plexus primaire du système porte hypophysaire est le *Mantelplexus* de l'éminence médiane, auquel s'ajoutent les dépendances internes (anses capillaires, plexus interne) qui apparaissent tardivement à partir de lui chez les embryons de Mammifères (cf Enemar, 1960). Il n'y a pas d'anses capillaires chez la Roussette et le plexus périneural se ramène toujours, même dans les glomérules, si complexes, à un *Mantelplexus,* comme chez les Oiseaux et les Batraciens.

Mais le plexus primaire de la Roussette ne représente qu'une partie du *Mantelplexus :* celle qui forme les glomérules de l'éminence postérieure. Le plexus superficiel de l'éminence antérieure est relié directement aux capillaires du lobe antérieur, sans interposition de vaisseaux portes. Physiologiquement, cela peut revenir au même d'ailleurs.

Il y a encore une autre différence avec le plexus éminentiel des Vertébrés plus évolués, chez la Roussette, c'est son extension au delà de l'éminence, tout autour du processus infundibulaire. Ce caractère montre que nous avons affaire à un système de capillaire d'une signification plus large, auquel nous avons donné le nom de *plexus capillaire spécial juxta-hypophysaire.* Il s'agit d'une formation liée aux artères hypothalamiques inférieures et localisée à la limite entre l'adénohypophyse et l'hypothalamus, frontière qu'elle matérialise en quelque sorte. Elle paraît correspondre au *plexus entre neuro- et adénohypophyse* de Green. Nous supposons que l'ébauche neurohypophysaire tout entière (y compris le processus infundibulaire) est recouverte par ce plexus spécial, dont nous verrions seulement, chez l'adulte, des restes (zone réticulée) ou des dérivés très différenciés (glomérules, vaisseaux du sac vasculaire, etc.). Comme nous n'avons pas étudié de stades embryonnaires très jeunes à l'aide d'injections à l'encre, nous ne connaissons pas exactement l'origine du plexus périneural de la Roussette.

Comme chez les Mammifères, son isolement des vaisseaux ordinaires de l'hypothalamus n'est pas total, surtout dans sa partie antérieure. Mais il est assez net dans la zone réticulée et au niveau des anses capillaires, véritables culs-de-sac des sinusoïdes du sac vasculaire.

F - LES VAISSEAUX PORTES HYPOPHYSAIRES

Les « veines » portes hypophysaires des Mammifères dérivent de vaisseaux intermédiaires, reliant le plexus neural au plexus du lobe distal, qui se sont trouvés réduits en nombre et quelque peu étirés, d'où résulte un accroissement de leur diamètre pour permettre au sang de passer dans le lobe distal, qui est dépourvu d'une vascularisation di-

recte importante. Certaines d'entre elles sont dérivées de la transformation de vaisseaux internes du lobe tubéral. Ce dernier joue d'ailleurs un rôle essentiel dans la genèse du système porte hypophysaire des Mammifères et des Oiseaux (cf. Enemar, 1690). Il sert de support aux vaisseaux portes.

Chez la Roussette, les vaisseaux portes ont une origine très différente. Ils restent dans la paroi neurale. Le passage au plexus secondaire se fait sans franchissement d'un espace libre entre l'éminence et le lobe hypophysaire, mais nécessite le rapprochement des deux structures au niveau d'un raphé particulier. Dès que le vaisseau quitte la paroi neurale, il a la valeur d'un capillaire intra-hypophysaire. Les vaisseaux portes de la Roussette sont des capillaires médians du plexus périneural, confluant dans le plan sagittal à partir des deux moitiés symétriques du réseau qui accueillent les terminaisons neurosécrétoires et sont différenciées en deux glomérules. Ils doivent leur allongement vers l'arrière, surajouté à cette confluence primitive, à une traction qui s'exerce tardivement sur tout le système hypophysaire. Leurs rapports avec la lame tubérale, ressemblant au lobe tubéral des Mammifères et des Oiseaux, sont inexistants.

2) CONSÉQUENCES PHYSIOLOGIQUES DE CERTAINES PARTICULARITÉS STRUCTURALES DE L'HYPOPHYSE DE LA ROUSSETTE

A - FONCTION GONADOTROPE

La fonction gonadotrope de l'hypophyse de la Roussette a été découverte par Vivien (1939, 1940, 1941), qui a obtenu l'arrêt de la ponte et une involution des gonades après hypophysectomie totale. Fauré-Frémiet (1942) pense que l'ovulation est provoquée, dans cette espèce: elle le serait aussi chez *Mustelus canis,* d'après Hisaw et Abramowitz (1939), mais Te Winkel (1950) ne l'a pas confirmé. Si de nombreuses espèces ont un cycle annuel de reproduction très marqué (Ranzi, 1936), celui de la Roussette ne semble pas aussi net (Ford, 1921; Metten, 1939; Leloup et Olivereau, 1951; Harris, 1952).

Carlisle (1954) a montré qu'il était possible de provoquer la spermiation, chez la Roussette mâle, par injection de préparations gonadotropes de Mammifères, en particulier de prolactine. Witschi (1955) a pu doser, par le test du Tisserin, l'activité LH de l'hypophyse de Sélacien. Cette hormone pourrait commander les processus compliqués accompagnant l'ovulation. La sécrétion de la coque n'est pas due, comme le croyait Borcea (1904), à la pénétration des ovules dans les glandes nidamentaires, car les coques sont déjà à moitié formées à ce moment (Hobson, 1930; Metten, 1939). Si les hormones ovariennes sont les stimulants reconnus du tractus de la Roussette (Vivien, 1941; Fauré-Frémiet, 1942; Dodd et Goddard, 1961), personne n'a réussi à induire la

formation d'une coque par les glandes nidamentaires par ce moyen. L'hormone responsable de l'ovulation déclenche sans doute simultanément la ponte et l'exécution du programme très précis de la fabrication des coques, c'est-à-dire un ensemble d'opérations rapides et concordantes.

La ponte et la vitalité des ovocytes de grande taille dépendent étroitement des conditions alimentaires. Une expérimentation de longue durée ne peut être entreprise qu'à la condition de nourrir les roussettes par gavage (Vivien, 1941, Dodd, Dodd et Goddard, 1959), afin de les conserver en élevage pendant les nombreux mois nécessaires à la manifestation des effets des hypophysectomies. C'est sous cette condition qu'il fut possible, pour Dodd et ses collaborateurs, de démontrer que la fonction gonadotrope revenait au lobe ventral (Dodd, Evenett et Goddard, 1960; Dodd, 1960 a et b; Goddard et Dodd).

L'ablation du lobe ventral supprime la ponte, provoque l'atrésie des ovocytes dont le diamètre est supérieur à 4 mm et stoppe la spermatogénèse. Le tractus génital ne serait pas touché et continue, chez la femelle, de sécréter des filaments cornés. Les corps atrétiques (« corps jaunes ») mettent plus d'un an à régresser.

Cette longue persistance des corps atrétiques a pu faire croire à la présence de véritables corps jaunes. Hisaw (1959) a montré que l'hypophysectomie n'affecte pas la gestation, chez *Mustelus canis,* au moins durant les 3-4 premiers mois. Dans une étude précise de ces formations, chez les espèces les plus variées, Hisaw et Hisaw (1959) ont démontré que la distinction entre *corps jaunes pré- et post-ovulatoires* n'a ici aucune valeur : il s'agit dans tous les cas d'un *organe phagocytaire,* dont l'intégration dans le système endocrinien n'est pas encore réalisée. En particulier, il n'aurait aucun rôle dans la gestation. Chieffi (1962), travaillant sur la Torpille, note l'apparition de nombreux « corps jaunes » au cours de la gestation; leur participation à celle-ci n'est pas prouvée.

Chez la Roussette, nous avons pu confirmer expérimentalement que le lobe antérieur et le lobe neuro-intermédiaire ne jouent aucun rôle dans la ponte et dans le maintien fonctionnel de l'ovaire. *L'hypothalamus semble complètement inopérant dans les régulations sexuelles.* Il serait intéressant de rechercher si des roussettes spinales continuent de pondre. Sous quelles incitations le lobe ventral détermine-t-il la ponte ? Nous ne le savons pas, mais nous pouvons affirmer que cette incitation ne lui est pas donnée par la voie neuro-vasculaire, comme c'est le cas chez d'autres Vertébrés. Le lobe ventral est complètement isolé du point de vue vasculaire. En toute rigueur, on ne peut jamais affirmer l'absence d'une innervation, qui pourrait être ici d'origine sympathique.

Chez les autres Elasmobranches, l'isolement vasculaire du lobe ventral est probable. Ce fait est déjà connu chez *Dasyatis* (Hasegawa, *loc. cit.).* Son isolement anatomique est certain chez la Chimère. Les quelques observations que nous avons faites chez la Raie et la Torpille sont en faveur de sa séparation vasculaire, mais on note que le collecteur

veineux du lobe antérieur passe le long du lobe ventral; on ne peut donc exclure, actuellement, que le lobe reçoive par là du sang venant de l'hypothalamus. Du point de vue physiologique, nous ferons remarquer *la nécessité pour d'autres espèces, ayant un cycle annuel de reproduction bien défini, d'une intégration précise de la fonction gonadotrope. Il serait très intéressant de savoir quelles sont, dans ce cas, les relations du lobe ventral avec le système nerveux.*

Du point de vue cytologique, nous n'avons trouvé qu'une seule cellule susceptible de sécréter des hormones gonadotropes. Y en aurait-il une seule ? *La cellule V évoque la cellule gonadotrope des Téléostéens,* par les grandes dimensions de ses granules et par ses propriétés tinctoriales (cf. Follenius). Avec d'autres auteurs, nous admettons que les Poissons n'ont qu'*une seule cellule gonadotrope,* et rien ne permet de dire actuellement qu'ils ont plus d'une hormone gonadotrope, agissant à la fois comme LH, comme FSH et comme la prolactine.

B - FONCTION THYRÉOTROPE

L'influence des hormones thyroïdiennes d'Elasmobranche sur la *consommation d'oxygène* est à peu près nulle (Matty, 1954; Pritchard et Gorbman, 1960). Peut-être ont-elles un rôle important dans le développement, par exemple dans la *différenciation du système nerveux* (Gorbman et Ishii, 1960). Chez l'embryon de Roussette, le fonctionnement de la thyroïde dépend de l'hypophyse dès le stade 30-35 mm (Vivien et Rechenmann, 1954; Vivien, 1954). A l'éclosion, on peut obtenir la stimulation thyroïdienne par l'action de TSH mammalien (Dent et Dodd, 1961). Chez *Squalus,* Waterman (1959) a montré que la fixation de l'iode par la jeune glande, chez l'embryon, est aussi active que chez l'adulte, malgré des différences histologiques considérables. Le fonctionnement thyroïdien de l'adulte est très constant, très peu intense, quelles que soient les conditions physiologiques. Chez la Roussette et chez la Torpille, les variations histologiques en relation avec la croissance et la reproduction ne sont pourtant pas négligeables (Guariglia, 1937; Zezza, 1937; Olivereau, 1949 a et b; Leloup, 1949). L'action des antithyroïdiens est faible (Tinacci, 1947, 1948; Olivereau, 1954; Matty, 1960); on a noté, au niveau de la tête du lobe antérieur, des signes de dégranulation des cellules T (« acidophiles des tubules antérieurs »).

Les seules indications quantitatives sur la stimuline hypophysaire agissant sur la thyroïde, chez la Roussette adulte, sont dues à Fontaine et coll. (1962). En testant de la glande desséchée, par le test de la fixation de l'iode chez la truite, ces auteurs ont obtenu des valeurs inférieures à 10 mμ USP/mg. Le lien entre les deux glandes est donc très faible.

Nos recherches, ainsi que celles de Dodd (1960), tendent à localiser la fonction thyréotrope dans le lobe ventral. Nous disposons de deux arguments : 1) l'association entre le dimorphisme sexuel de la thyroïde et le dimorphisme sexuel du lobe ventral, 2) un cas d'hyperplasie du lobe ventral associé à un goitre. La cellule X, avec ses petits granules,

ressemble assez à une cellule δ. La cellule V s'en rapproche par sa réaction positive au bleu alcian. Si cette hypothèse était vérifiée, on devrait en conclure que la fonction thyréotrope échappe, elle aussi, à un contrôle neuro-vasculaire hypothalamique qui la caractérise pourtant chez beaucoup d'autres Vertébrés.

C - FONCTION CORTICOTROPE

Les Elasmobranches n'ont pas de cortex surrénalien, mais des glandes interrénales plus ou moins nombreuses. Chez tous les Sélaciens étudiés, dont la Roussette, les cellules interrénales montrent un cycle de transformation très net, en relation avec le cycle de reproduction chez la femelle (Fancello, 1937; Pitotti, 1938; Oguri, 1960). Ces transformations sont sous le contrôle de l'hypophyse (Dittus, 1937, 1939, 1941). Mais on ignore quelle est la région responsable. En raison des variations des cellules Q en relation avec l'activité sexuelle des femelles, nous y verrions volontiers la source de l'ACTH. La dégranulation de ces cellules semble en effet correspondre à un grand accroissement des activités sécrétoires de la QLA. D'autre part, leurs propriétés tinctoriales ne sont pas trop différentes de celles des cellules α des Mammifères, dont certaines sécréteraient l'ACTH. Des extraits frais de la QLA (mais non de la TLA) ont une action mélanodispersante très nette, quand on les fait agir sur des fragments de peau de Roussette *in vitro* (liquide physiologique de Young). Enfin, en procédant par élimination des fonctions gonadotrope et thyréotrope, il ne reste à attribuer à des cellules du lobe antérieur que les fonctions corticotrope et somatotrope. Si notre hypothèse est juste, la fonction corticotrope doit se trouver contrôlée par l'hypothalamus, par l'intermédiaire du système porte hypophysaire.

D - FONCTION SOMATOTROPE

Personne ne semble avoir démontré nettement l'action de l'hypophyse sur la croissance, chez les Elasmobranches. Mais le facteur diabétogène, qui est identique au facteur somatotrope, a fait l'objet de travaux assez complets. L'extirpation du pancréas engendre une hyperglycémie (Diamare, 1906 a et b). On obtient le même effet en administrant de l'alloxane (Saviano, 1947). Dès 1932, Orias signalait que l'hypophysectomie corrigeait les effets de la pancréatectomie. Abramowitz et coll. (1940) ont localisé cette fonction dans le lobe antérieur. Le lobe neuro-intermédiaire n'intervient pas. *L'ablation du lobe antérieur* provoque une chute de la glycémie. Si on la pratique après la pancréatectomie, 50% des poissons n'ont qu'un diabète léger, tandis que cette proportion n'est que de 25% après la seule pancréatectomie. Statistiquement, il y a donc une amélioration du diabète, que l'on peut attribuer, comme chez les Mammifères, à l'élimination du facteur diabétogène de l'hypophyse. D'après nos recherches, la cellule responsable de sa sécrétion serait, soit la cellule Q, soit la cellule T. Nous penchons pour cette

dernière, car elle fait preuve d'une stabilité remarquable durant toute la vie de la roussette et apparaît la première au cours du développement. On peut, sous ce rapport, comparer les cellules T aux cellules de la pro-adénohypophyse des Téléostéens (Follenius et Porte, 1961).

E - FONCTION MÉLANOTROPE

De nombreux travaux ont montré que le lobe neuro-intermédiaire sécrète l'*intermédine* (MSH). Il n'y a pas d'hormones mélanoconcentrante (MCH) chez la Roussette, et nous pensons que l'existence de ce facteur devrait être réexaminée chez tous les Vertébrés (Mellinger, 1963). La section du faisceau hypothalamo-hypophysaire, même à l'avant de l'éminence médiane, tarit l'afflux de neurosécrétat dans le lobe immédiatement et, en même temps, fait noircir la roussette par mélanodispersion. Cet état de *mélanodispersion permanente* a été étudié pendant un délai post-opératoire de 4 mois. Les cellules intermédiaires subissent alors un *envahissement ergastoplasmique* remarquable et se modifient profondément, sans doute pour s'adapter à l'hypersécrétion de MSH dont les mélanophores témoignent. Nous en avons conclu que les cellules I sécrètent MSH et que le faisceau préoptico-hypophysaire exerce sur elles, dans les conditions normales, une *action inhibitrice* qui module vraisemblablement leur activité en fonction des conditions extérieures. Les observations présentées ici fournissent à cette hypothèse du *contrôle préoptique de la cellule I* une base morphologique favorable, en montrant que le contact entre les fibres neurosécrétoires et les cellules glandulaires est effectif et qu'il consiste en de véritables « synapses neurosécrétoires ».

En 1955, Dodd avait rapporté que des injections d'extraits de lobe neuro-intermédiaire de Raie *(Raja batis),* pratiquées chez la Souris, avaient un effet gonadotrope et une action thyréotrope nets. On peut penser actuellement que ces résultats étaient dus à l'impossibilité, chez les Batoïdes, de séparer complètement le lobe ventral du lobe neuro-intermédiaire, et que le lobe ventral était le vrai responsable des effets enregistrés.

RÉSUMÉ

La Roussette *Scyliorhinus caniculus* (L.) est prise comme type des Poissons Elasmobranches pour une étude des relations neuro-vasculo-glandulaires dans l'hypophyse. Les résultats obtenus sont généralisés dans une certaine mesure par une comparaison sommaire avec quelques autres espèces : *Sc. stellaris, Raja clavata, Torpedo marmorata,* etc.

Le système hypothalamo-hypophysaire de ce poisson est étudié du point de vue anatomique, embryologique, histologique et physiologique. On insiste spécialement sur sa vascularisation, sur la structure des systèmes neurosécrétoires et sur la cytologie hypophysaire, explorées à l'aide du microscope électronique. En étudiant un grand nombre d'exemplaires de tous âges et des deux sexes, on discerne, à travers des variations individuelles considérables, certaines transformations normales et expérimentales caractéristiques de cet appareil hypophysaire, de telle sorte qu'une vue d'ensemble sur ses activités fonctionnelles se dégage et qu'une base pour une expérimentation ultérieure soit offerte.

L'hypothalamus est décrit dans ses grandes lignes, en tentant l'unification des nomenclatures anciennes. Les structures nerveuses suivantes sont décrites en priorité :

1) les racines hypothalamiques des nerfs optiques;
2) les terminaisons neurohypophysaires des fibres neurosécrétoires préoptiques (dans l'éminence médiane : système à granules de 130 mμ, environ; dans le lobe neuro-intermédiaire : système à granules de 180 mμ), dont il est démontré que certaines sont au contact direct des cellules endocrines intermédiaires;
3) le noyau du tuber et les fibres tubéro-hypophysaires, formant un système neurosécrétoire peu apparent histologiquement, à granules de 80 mμ environ;
4) les diverses parties du sac vasculaire, dont on démontre qu'il équivaut, non pas à la seule portion dorsale, mais à tout le processus infundibulaire et, par conséquent, à l'ensemble du lobe nerveux des Vertébrés supérieurs; la région antéro-ventrale du processus tient lieu de tige pituitaire, tandis que les digitations nerveuses intra-hypophysaires dérivées de sa région postéro-ventrale jouent en partie le rôle d'un lobe nerveux.

L'hypophyse est divisée en quatre parties: lobe rostral et lobe médian (le plus souvent encore réunis en un lobe antérieur : cas de la Roussette), lobe ventral (la seule portion éloignée de l'hypothalamus), lobe neuro-intermédiaire (avec fusion complète du tissu nerveux et du tissu

épithélial). Sa structure est caractérisée par la large persistance des cavités et par l'absence de remaniements dans le lobe antérieur et le lobe ventral, qui possèdent une structure histologique bifaciale : face juxta-capillaire de l'épithélium, du côté du tissu conjonctif et des vaisseaux, avec des cellules endocrines contenant généralement des granules de sécrétat; face juxta-cavitaire, avec des cellules exocrines, généralement dépourvues de granules, produisant une substance colloïde. Des relations entre ces deux activités élaboratrices peuvent être envisagées, comme c'est le cas dans la thyroïde. Mais la composition de la colloïde cavitaire paraît être la même dans toutes les régions de la glande, alors que les produits de sécrétion endocriniens sont différents pour chacune d'elles. Ainsi, en se basant sur les colorations histologiques, sur l'organisation du cytoplasme des cellules et sur les variations histophysiologiques des éléments endocrines, on distingue 1) des cellules T (dans le lobe rostral, ou *tête* du lobe antérieur), 2) des cellules Q (lobe médian, ou *queue* du lobe antérieur), 3) des cellules V (lobe *ventral*) et 4) des cellules I (lobe neuro-*intermédiaire*). D'après certaines observations faites au microscope électronique, l'existence dans le lobe ventral d'une cinquième catégorie de cellules endocrines, les cellules X, est envisagée. Du point de vue histologique, les cellules T, Q, V et X n'ont rien de commun avec les types α, β, γ, δ et ε de Romeis et Herlant, d'où la nécessité d'une nomenclature spéciale.

Le plexus capillaire superficiel revêtant l'éminence médiane et le processus infundibulaire présente des zones différenciées, fonctionnellement très diverses. Alimenté par les artères hypothalamiques inférieures, ce système vasculaire spécial est l'équivalent du plexus périneural des Vertébrés supérieurs, mais ne comporte pas de dépendances profondes. La partie du plexus située contre l'éminence médiane assure l'irrigation du lobe antérieur. Mais seule la queue du lobe possède avec lui des relations vasculaires ajustées et exclusives, sous la forme d'un système porte hypophysaire. Le plexus est différencié en deux glomérules, incrustés dans l'éminence, portant des terminaisons neurosécrétoires préoptiques et probablement tubérales (plexus primaire), et en des vaisseaux portes conduisant le sang dans les capillaires de la queue du lobe antérieur (plexus secondaire). L'irrigation du lobe neuro-intermédiaire est assurée par des veines banales, celle du lobe ventral par des artères directes. Bien qu'il assure la fonction gonadotrope, ce dernier échappe chez la Roussette au contrôle de l'hypothalamus.

L'hypophyse de la Roussette se ramène donc à un assemblage de quatre unités histophysiologiques indépendantes. L'originalité des structures porte à la fois sur les subdivisions de la glande, sur leurs types cellulaires et sur leurs relations diverses avec l'hypothalamus. Elle a des retentissements certains sur les régulations endocriniennes de ces Poissons.

SUMMARY

Neuro-vasculo-glandular interrelations in the hypophyseal system of the dogfish Scyliorhinus caniculus (L.), by Jean MELLINGER.

The dogfish *Sc. caniculus* has been selected as a type of Elasmobranch Fishes for a study on neuro-vasculo-glandular interrelations in the hypophysis. The results obtained in this species could be somewhat generalized after a brief comparison with some other types : *Sc. stellaris. Raja clavata, Torpedo marmorata.*

The hypothalamo-hypophyseal system of the dogfish was studied from an anatomical, embryological, histological and physiological standpoint. Its vascular supply, the structure of the neurosecretory systems, and the cytology of the adenohypophysis got special attention. They were submitted to electronmicroscopical investigations. In spite of considerable individual variation, some definite histological changes could be recognized in the course of the dogfish's life-history, or under experimental conditions. From that point of view, males and females exhibit distinct characteristics.

Some new nervous structures were discovered in the hypothalamus :

1) hypothalamic roots of the optical nerves;
2) terminals of the preoptico-hypophyseal neurosecretory fibers into the neurohypophysis, which consists of two parts :
   a) the median eminence, containing nervous endings belonging to a 130 mμ granules system;
   b) the neurointermediate set of fibers, filled with 180 mμ granules, giving off nervous endings inserted directly on the MSH-cells;
3) a neurosecretory tuberal nucleus, situated in the internal layer of the median eminence, which gives off tubero-hypophyseal fibers carrying 80mμ granules.

The vascular saccus is not limited to the dorsal, typical part, but also includes the ventral « pituitary stalk » through which blood and preoptic neurosecretory granules are transported toward the neurointermediate lobe, and an internal cell-layer of this lobe. Occupying the whole processus infundibularis, it represents the morphological homologous of the Tetrapod nervous lobe, which has no equivalent in the nervous components of the neurointermediate lobe.

The adenohypophysis is divided into 4 parts : rostral lobe and median lobe (in the case of the dogfish : head and tail of the anterior lobe) – ventral lobe (the only one separated from the hypothalamus) – neurointermediate lobe (consisting of neurosecretory fibers splitted among MSH-cells). Rathke's pouch cavity persists in the adult anterior lobe

and ventral lobe. Facing the vascularized, external surface of the glandular epithelium, we find endocrine cells with secretory granules – internally, around the cavity, « exocrine » cells which produce colloid as in a thyroid gland. The exocrine and the endocrine secretory activities seem to be closely related, especially in the median lobe. In addition, a very special kind of cells, the giant « neuroid cells », is described inside a particular, axial tissue.

Histological, histochemical and ultrastructural evidence, in agreement with the study of cytological changes during the life-history, allows to distinguish 4 types of endocrine cells, each located in one of the gland's parts described : T-cells (rostral), Q-cells (median), I-cells (neurointermediate, MSH-cells), and V-cells (ventral). In the ventral lobe, X-cells can be distinguished from V-cells, alone with the aid of electronmicroscopy (granules of less size). None of these cell-types contrary to the misleading conclusions reached by Della Corte and Chieffi, can be identified with the Romeis types of hypophyseal cells.

The superficial capillary plexus coating the median eminence and the processus infundibularis presents a series of different, functionally specialized zones. This peculiar vascular bed corresponds to the perineural plexus of Tetrapods. Its parts lying on the median eminence supply the anterior lobe with blood. An hypophyseal portal system only exists for the tail of this lobe (median lobe) : arising from a paired glomerule (primary plexus), that is bearing neurosecretory endings, well-differenciated portal vessels link to this restricted part of the adenohypophysis (secondary plexus). Its function may be the control of ACTH secretion. The gonadotropic and probably the thyrotropic functions of that hypophysis escape any hypothalamic control, as they depend on the ventral lobe, which receives its blood supply from direct arteries and remains deprived of neurosecretory innervation. Some experimental evidence for this is provided.

The hypophysis of the dogfish then appears as a system of 4 independent histophysiological units, each being characterized by a peculiar set of endocrine cells and by a special pattern of relations with the hypothalamus. No other Vertebrate offers better possibility for further experimental analysis.

BIBLIOGRAPHIE

Les titres marqués d'un astérisque sont cités d'après d'autres auteurs.

1 - Abramowitz (A. A.), Hisaw (F. L.), Boettiger (E.) et Papandrea (D. N.), 1940. - The origin of the diabetogenic hormone in the dogfish. *Biol. Bull.*, **78**, 189 - 201.

2 - Acrivo (C.), 1935. - Sur l'organisation et la structure du corps caverneux chez Scyllium canicula Cuv. *Bull. Histol. appl.*, **12**, 362 - 372.

3 - Allis (E. P.), 1914. - The pituitary fossa and the trigemino-facialis chamber in selachians. *Anat. Anz.*, **46**, 225 - 253.

4 - Allis (E. P.), 1923. - The cranial anatomy of Chlamydoselachus anguineus. *Acta Zool.*, **4**. 123 - 222.

5 - Aresú (M.), 1914. - L'ipofisi in Chimaera monstrosa L. *Anat. Anz.*, **47**, 181 - 192.

6 - Ariëns Kappers (C. U.), 1906. - The structure of the teleostean and the selachian brain. *J. comp. Neurol. Psychol.*, **16**, 1 - 109.

7 - Ariëns Kappers (C. U.), 1933. - The forebrain arteries in Plagiostomes, Reptiles, Birds and Monotremes. *Proc. Kon Akad. Wet.*, **36**, 52 - 62.

8 - Ariëns Kappers (C. U.), Huber (G. C.) et Crosby (E. C.), 1960. - The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates, including Man. Hafner Publ. Comp., New-York, 1960, réédition, 3 vols.

9 - Assenmacher (I.), 1952. - La vascularisation du complexe hypophysaire chez le Canard domestique. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, **41**, 69 - 152.

10* - Ayers (H.), 1889. - The morphology of the carotids, based on a study of the blood-vessels of Chlamydoselachus anguineus Garman. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College*, **17**, 191, etc... cité d'après Carazzi

11 - Bäckström (K.), 1924. - Contributions to the forebrain morphology in Selachians. *Acta Zool*, **5**, 123 - 240.

12 - Bargmann (W.), 1949. - Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse. *Z. Zellforsch.*, **34**, 610 - 634.

13 - Bargmann (W.), 1953. - Über das Zwischenhirn-Hypophysensystem von Fischen. *Z. Zellforsch.*, **38**, 275 - 298.

14 - Bargmann (W.), 1954. - Über Feinbau und Funktion des Saccus vasculosus. *Z. Zellforsch.*, **40**, 49 - 74.

15 - Bargmann (W.), 1955. - Weitere Untersuchungen am neurosecretorischen Zwischenhirn-Hypophysensystem. *Z. Zellforsch.*, **42**, 247 - 272.

16 - Bargmann (W.) et Knoop (A.), 1955. - Elektronenmikroskopische Unterchung der Krönchenzellen des Saccus vasculosus. *Z. Zellforsch.*, **43**, 184 - 194.

17 - Bargmann (W.) et Knoop (A.), 1960. - Über die morphologischen Beziehungen des neurosekretorischen Zwischenhirnsystems zum Zwischenlappen der Hypophyse (Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchungen). *Z. Zellforsch.*, **52**, 256 - 277.

18 - Bargmann (W.) et Knoop (A.), 1961. - Weitere Studien am Saccus Vasculosus der Fische. *Z. Zellforsch.*, **55**, 577 - 596.

19 - Barry (J.) et Cotte (G.), 1960 - Etude microélectronique de l'éminence médiane du Cobaye C. *R. Soc. Biol.*, **154**, 2054.

20 - Barry (J.) et Cotte (G.), 1961. - Etude préliminaire au microscope électronique de l'éminence médiane du Cobaye. *Z. Zellforsch.*, **53**, 714 - 724.

21 - Baumgartner (E. A.), 1915. - The development of the hypophysis in Squalus acanthias. *J. Morphol.* **26**, 391 - 446.

22 - Benoit (J.) et Asssenmacher (I.), 1951 a. - Circulation porte tubéro-hypophysaire chez le Canard domestique. *C. R. Soc. Biol.*, **145**, 1112 - 1116.

23 - Benoit (J.) et Asssenmacher (I.), 1951 b. - Dispositifs nerveux de l'éminence médiane, leurs rapports avec la vascularisation hypophysaire chez le Canard domestique. *C. R. Soc. Biol.*, **145**, 1395 - 1398.

24 - Benoit (J.) et Asssenmacher (I.), 1955. - Le contrôle hypothalamique de l'activité préhypophysaire gonadotrope. *J. Physiol.*, Paris, **47**, 427 - 567.

25 - Boeke (J.), 1901. - Die Bedeutung des Infundibulums in der Entwicklung der Knochenfische. *Anat. Anz.*, **20**, 17 - 20.

26 - Boeke (J.), 1902. - Über das Homologen des Infundibularorganes bei Amphioxus lanceolatus. *Anat. Anz.*, **21**, 411 - 417.

27 - Boeke (J.), 1908. - Das Infundibularorgan im Gehirn des Amphioxus. *Anat. Anz.*, **32**, 473 - 488.

28 - Boeke (J.), 1913. - Neue Beobachtungen über das Infundibularorgan im Gehirn des Amphioxus und das homologe Organ des Craniotengehirns. *Anat. Anz.*, **44**, 460 - 477.

29* - Boeke (J.) et Dammerman (K. W.), 1910. - The saccus vasculosus of fishes, a receptive organ and not a gland. *Proc. Kon. Akad. Wetensch.*

30* - Boon (A. A.), 1939. - *Acad. Proefschr.*, E. F., Bohn, Haarlem. Cité par Mazzi, 1952.

31 - Borcea (J.), 1904. - Sur la glande nidamentaire de l'oviducte des Elasmobranches. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **138**, 99 - 101.

32 - Broussy (J.), 1933. - Contribution à l'étude cytologique et histophysiologique du neuroépithélium de revêtement du sac vasculaire de Scylliorhinus canicula Gill. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **58**, 283 - 287.

33 - Bugnon (C.) et Lenys (D.), 1960. - Recherches sur les relations hypothalamo-hypophysaires chez les Poissons. *Anat. Anz.*, **109**, Suppl., 520 - 529.

34 - Bugnon (C.) et Lenys (D.), 1961. - Recherches sur les relations hypothalamo-hypophysaires d'un Sélacien, « Scyliorhinus caniculus » (L.). *Ann. Sci. Univ. Besançon*, sér. Méd., **5**, 27 - 35.

35 - Burckhardt (R.), 1907. - Das Zentral-Nervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns. I. Teil : Einleitung und Scymnus lichia. *Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Germ. Nat. Curios.*, **73**, 241 - 449.

36 - Burckhardt (R.), 1911. - Ibid. II. Teil : Die übrigen Paläoselachier. Vol. **94**. 1 - 112.

37* - Butcher (E. O.), 1936. - Histology of the pituitary of several fishes. *Bull. Mt. Desert Isl. Biol. Lab.*, **18**, 2 - 15.

38 - Carazzi (D.), 1905. - Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altre Squalidi (Acanthias vulgaris, Mustelus vulgaris, Scyllium catulus, S. canicula, Squatina vulgaris). *Anat. Anz.*, **26**, 63 - 96 et 124 - 134.

39 - Carere Comes (O.), 1935. - Ricerche istofiologiche sull'ipofisi dei Selaci con particolare riguardo alle modificazioni gravidiche. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **15**, 339 - 354.

40 - Carlisle (D. B.), 1954. - The effect of mammalian lactogenic hormone on lower chordates. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **33**, 65 - 68.

41 - Castigli (G.), 1937. - Ipofisi e ciclo sessuale nei Selaci ovipari. *Monit. Zool. ital.*, **47**, Suppl., 272 - 281.

42 - Castigli (G.), 1938. - Vitamina C e istofisiologia dell'ipofisi dei Selaci. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **17**, 183 - 192.

43 - Catois (E. M.), 1902. - Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encéphale chez les poissons. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, **36**, 1 - 166.

44 - Charipper (H. A.), 1937. - The morphology of the hypophysis in lower vertebrates, particularly fish and amphibian, with some notes on the cytology of the pituitary of Incarassius auratus (the goldfish) and Necturus maculosus (the mud-puppy). *Gold Spr. Harb. Symp.*, **5**, 151 - 164.

45 - Charlton (H. H.), 1932 - Comparative studies on the nucleus preopticus pars magnocellularis and the nucleus lateralis tuberis in fish. *J. Comp. Neurol.*, **54**, 237 - 272.

46 - Chieffi (G.), 1962. - Endocrine aspects of reproduction in elasmobranch fishes. *Genr. Comp. Endocr.*, Suppl. **1**, 275 - 285.

47 - Corrington (J. D.), 1930. - Morphology of the anterior arteries of Sharks. *Acta Zool.*, **11**, 185 - 261.

48 - Craige (E. H.), 1928. - The vascularity of various parts of the central nervous system of the dogfish, Squalus sucklii (Girard). *J. Comp. Neurol.*, **46**, 97 - 123.

49 - Cruz (A. R.), 1956. - Sur l'existence de deux systèmes portes dans l'hypophyse des Amphibiens Anoures. *C. R. Acad. Sci.*, **242**, 189.

50 - Cruz (A. R.), 1959. - Sur l'existence d'un système porte dans la neurohypophyse des Amphibiens Anoures. *Acta Anat.*, **36**, 153 - 168.

51 - Dammerman (K. W.), 1910. - Der Saccus vasculosus der Fische ein Tiefe organ. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **96**, 654 - 726.

52 - Dawson (A. B.), 1957. - Morphological evidence of a possible functional interrelationship between the median eminence and the pars distalis of the anuran hypophysis. *Anat. Rec.*, **128**, 77 - 86.

53 - De Beer (G. R.), 1925. - Observations sur l'histologie de la glande pituitaire. *Bull. Histol. appl.*, **2**, 343 - 347.

54* - De Beer (G. R.), 1926. - The comparative anatomy, histology and development of the pituitary body. *Oliver and Boyd*, London, 108 p.

55 - Della Corte (F.), 1961 a. - Struttura, tipi cellulari e dati istochimici della ipofisi di Scylliorhinus stellaris (L.) anche in rapporto all'attività sessuale. *Arch. zool. ital.*, **46**, 227 - 271.

56 - Della Corte (F.), 1961 b. - L'ipofisi di Scylliorhinus stellaris (L.) durante la deposizione delle uova. *Boll. di Zool.*, **28**, 485 - 491.

57 - Della Corte (F.) et Chieffi (G.), 1961 a. - Modificazioni dell'ipofisi di Torpedo marmorata Risso, durante la gravidanza. Nota preliminare. *Boll. di Zool.*, **28**, 219 - 225.

58* - Della Corte (F.) et Chieffi (G.), 1961 b. - Morfologia e citologia dell'ipofisi di Torpedo marmorata Risso nei giovani, nei ♂♂ adulti in spermatogenesi e nelle ♀♀ adulte in vari stadi dell' attività sessuale. *Arch ital. Anat. Embr.*, **66**, 313 - 339.

59 - Dent (J. N.) et Dodd (J. M.), 1961. - Some effects of mammalian thyroid stimulating hormone, elasmobranch pituitary gland extracts and temperature on the thyroidal activity in newly hatched dogfish (Scyliorhinus caniculus). *J. Endocr., GB*, **22**, 395 - 402.

60* - Diamare (V.), 1906 a. - Sur le diabète pancréatique chez les hétérothermes. *Arch ital. Biol.*, **55**, 97.

61* - Diamare (V.), 1906 b. - Weitere Beobachtungen über den Experimentaldiabetes nach Pankreasextirpation bei Selachier. *Zbl. Physiol.*, **20**, 617.

62 - Dittus (P.), 1937. - Experimentelle Untersuchungen am Interrenalorgan der Selachier. I Atemfrequenz und Melanophoren bei Interrenopriven und mit corticotropem Hormon behandelten Selachiern. *Pubbl. Staz. Zool.* Napoli, **16**, 402 - 435.

63 - Dittus (P.), 1939. - Das Verhalten der Melanophoren hypophysektomierter Selachier und Amphibien nach Zufuhr von kortikotropem Hormon. *Biol. Zbl.*, **59**, 627 - 652.

64 - Dittus (P.), 1941. - Histologie und Cytologie des Interrenalorgans der Selachier. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wirkungsweise des kortikotropen Hormons und des Verhältnisses von Kern zu Plasma. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **154**, 40 - 124.

65 - Dodd (J. M.), 1955. - The hormones of sex and reproduction and their effects in fish and lower chordates. *Mem. Soc. Endocr.*, **4**, 166 - 187.

66 - Dodd (J. M.), 1960 a. - The hormones of the pituitary gland of the dogfish. *J. Physiol., G. B.*, **151**, 50 - 51 P.

67 - Dodd (J. M.), 1960 b. - Gonadal and gonadotrophic hormone in lower vertebrates. In : Physiology of Reproduction, publié sous la direct. de Marshall, Longmans Green, London, vol. 1, part. 2, 417 - 582.

68 - Dodd (J. M.), Dodd (M. H. I.) et Goddard (C. K.), 1959. - Force-feeding fish under experimental conditions. *Nature*, **184**, 1660 - 1661.

69 - Dodd (J. M.), Evennett (P. J.) et Goddard (C. K.), 1960. - Reproductive endocrinology in Cyclostomes and Elasmobranchs. *Symp. Zool. Soc. London*, **1**, 77 - 103.

70 - Dodd (J. M.) et Goddard (C. K.), 1961. - Some effects of oestradiol benzoate on the reproductive ducts of the female dogfish Scyliorhinus caniculus. *Proc. Zool. Soc. London*, **137**, 325 - 331.

71 - Doerr-Schott (J.), Follenius (E.) et Porte (A.), 1962. - Ultrastructure d'un type cellulaire cynanophile du lobe antérieur de l'hypophyse de la Grenouille mâle Rana temporaria L. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **254**, 750 - 752.

72 - Dorn (E.), 1954. - Über den Saccus vasculosus einiger Teleostier. *Z. Zellforsch.*, **40**, 612 - 621.

73 - Dorn (E.), 1955. - Der Saccus vasculosus. In : *Möllendorf's Handbuch der mikr. Anat. des Menschen*, Springer, Berlin, Bd. IV/2.

74 - Dorn (E.), 1957. - Über das Zwischenhirn-Hypophysensystem von Protopterus annectens. (Zugleich ein Beitrag zum Problem des Saccus vasculosus). *Z. Zellforsch.*, **46**, 108 - 114.

75 - Duvernoy (H.) et Koritké (J. G.), 1961. - L'organe vasculaire de la lame terminale et ses relations avec la substance nerveuse. *Bull. Assoc. Anat.*, 47e réunion, Naples, 1961, 294 - 316.

76 - Edinger (L.), 1895. - Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. II. Das Zwischenhirn der Selachier und Amphibien. *Abh. Senckenb. Nat. Gesell.*, Frankfurt a/Main, **18**.

77 - Enemar (A.), 1960. - The development of the hypophysial vascular system in the lizards Lacerta a. agilis Linnaeus and Anguis fragilis Linnaeus and Anguis fragilis Linnaeus and in the snake Natrix n. natrix (Linnaeus), with comparative remarks on the Amniota. *Acta Zool.*, **41**, 141 - 237.

78 - Enemar (A.), 1961 a. - The structure and development of the hypophysial portal system in the laboratory mouse, with particular regard to the primary plexus. *Arkiv. f. Zool.*, **13**, 203 - 252.

79 - Enemar (A.), 1961 b. - The development of the hypophysial vascular system in Amniota from comparative and functional points of view. *Doct. Thesis*, Lund, 1961, 27 p.

80 - Fahrenholz (C.), 1928. - Eine Rachendachhypophyse bei Chimaera monstrosa. *Anat. Anz.*, **66**, 342 - 348.

81 - Fancello (O.), 1937. - Interreni, surreni e ciclo sessuale nei Selaci ovipari. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **17**, 80 - 88.

82 - Fauré-Frémiet (E.), 1942. - Notes sur la biologie sexuelle de Scylliorhinus canicula. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **76**, 244 - 249.

83 - Follenius (E.), 1960. - La vascularisation de l'hypophyse chez quelques Cyprinodontes. *Anat. Anz.*, **109**, Suppl. 530 - 538.

84 - Follenius (E.), 1961. - Comparaison des relations vasculaires hypothalamo-hypophysaires chez quelques espèces de Téléostéens. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **253**, 1015 - 1017.

85 - Follenius (E.) et Porte (A.), 1961. Chronologie de la différenciation des cellules hypophysaires (entre 15 et 45 jours) chez Lebistes reticulatus R. Etude au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **252**, 3139 - 3141.

86 - Follenius (E.), 1962. - I. Bases structurales et ultrastructurales des corrélations hypothalamo-hypophysaires chez quelques espèces de Poissons Téléostéens. - II. Utrastructure des types cellulaires de l'hypophyse de quelques Poissons Téléostéens. *Thèses Doctorat Sciences*, Strasbourg, 21 décembre 1962.

87 - Fontaine (M.) et Fontaine (Y. A.). - Thyrotropic hormone (TSH) in lower Vertebrates. *Gener. Comp. Endocr.*, Suppl. **1**, 63 - 74.

88 - Ford (E.), 1921. - A contribution to our knowledge of the life-histories of the dogfishes landed at Plymouth. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **12**, 468 - 505.

89 - Gabe (M.), 1953. - Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. *Bull. Histol. appl.* **1953**, 153 - 162.

90 - Gabe (M.), 1958 - Répartition des protides sulfhydrilés dans l'adénohypophyse de quelques Vertébrés poïkilothermes. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **247**, 2457 - 2459.

91 - Gabe (M.), 1959. - A propos des caractères de solubilité du produit de neurosécrétion hypothalamique. *Ann. d'Histoch.*, **4**, 259 - 269.

92 - Gabe (M.). 1960. - Présence de composés décelables par la réaction à l'acide periodique-Schiff dans le produit de neurosécrétion hypothalamique de quelques Vertébrés. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **250**, 937 - 939.

93 - Gentès (L.), 1906. - Signification choroïdienne du sac vasculaire. *C. R. Soc. Biol.* **60**, 101.

94 - Gentès (L.), 1907 a. - Lhypophyse des Vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, **63**, 120 - 122.

95 - Gentès (L.), 1907 b. - La glande infundibulaire des Vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, **63**, 122 - 124.

96* - Gentès (L.), 1907 c. - Recherches sur l'hypophyse et le sac vasculaire des Vertébrés. *Trav. lab. Stat. biol. Soc. sci. Arcachon*, **62**, 129 - 281.

97 - Gerschenfeld (H. M.), Tramezzani (J. H.) et De Robertis (E.), 1960. - Ultrastructure and function in the neurohypophysis of the toad. *Endocr.*, **66**, 741 - 762.

98 - Gierse (A.), 1904. - Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. *Morph. Jahrb.*, **32**, 602 - 688.

99* - Goddard (C. K.) et Dodd (J. M.). - Gonadotrophic functions of the pituitary gland of the dogfish (Scyliorhinus caniculus). A paraître.

100 - Gorbman (A.) et Ishii (S.), 1960. - Stimulation of neurosecretion in shark embryos by thyroid hormones. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **103**, 865 - 867.

101 - Green (J. D.), 1947. - Vessels and nerves of amphibian hypophysis. A study of the living circulation and the histology of the hypophysial vessels and nerves. *Anat. Rec.*, **99**, 21 - 53.

102 - Green (J. D.) et Harris (G. W.), 1949. - Observation of the hypophysio-portal vessels of the living rat. *J. Physiol. GB*, **108**, 359 - 361.

103 - Green (J. D.), 1951. - The comparative anatomy of the hypophysis with special reference to its blood supply and innervation. *Amer. J. Anat.*, **88**, 225 - 312.

104 - Grignon (G.) et Grignon (M.), 1960. - La vascularisation de l'hypophyse chez la tortue terrestre (Testudo mauritanica). *Anat. Anz.*, **109**, Suppl. 492 - 506.

105 - Grönberb (G.), 1901. - Die Ontogenese eines niedern Säugergehirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus. *Zool. Jahrb.*, **15**, 261 - 384.

106* - Guariglia (G.), 1937. - Tiroide e ciclo sessuale nei Selaci ovipari. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **12**, 690 - 693.

107 - Haller (B.), 1898 a. - Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. *Morph. Jahrb.*, **25**, 31 - 115.

108 - Haller (B.), 1898 b. - Vom Bau des Wirbelthiergehirns. I. Teil. Salmo und Scyllium. *Morph. Jahrb.*, **26**, 345 - 641.

109 - Haller (B.), 1909. - Über die Hypophyse nieder Placentalier und den Saccus vasculosus der urodelen Amphibien. *Arch. mikr. Anat. Entw.*, **74**, 812 - 844.

110 - Haller (B.), 1910. - Über die Ontogenese des Saccus vasculosus und der Hypophyse der Säugetiere. *Anat. Anz.*, **37**, 242 - 247.

111 - Haller von Hallerstein (Graf), 1924. - Über die Bildung der Hypophyse bei Selachiern. *Morph. Jahrb.*, **53**, 95 - 135.

112 - Haller von Hallerstein (Graf), 1934. - Zerebrospinales Nervensystem. In : *Bolk's Handbuch der vergl. Anat. Wirbeltiere*, Bd. II/1.

113 - Halmi (N. S.), 1952. - Two types of basophils in the rat pituitary : « thyrotrophs » and « gonadotrophs » vs. beta and delta cells. *Endocr.*, **50**, 140 - 142.

114 - Harris (G. W.), 1948. - Neural control of the pituitary gland. *Physiol. Rev.*, **28**, 139 - 179.

115 - Harris (J. E.), 1952. - A note on the breeding season, sex ratio and embryonic development of the dogfish Scylliorhinus caniculus (L.). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **31**, 269 - 274.

116 - Hasegawa (K.), 1960. - Comparative anatomy of the vascular supply in the hypothalamo-hypophysial system. *Kyushu J. med. Sci.*, **11**, 147 - 193.

117 - Herlant (M.), 1956. - Corrélations hypophyso-génitales chez la femelle de la Chauve-Souris, Myotis myotis (Borkhausen). *Arch. Biol.*, **67**, 89 - 180.

118 - Herlant (M.), 1960. - Cytochimie du lobe antérieur de l'hypophyse *Anat. Anz.*, **109**, Suppl., 562 - 596.

119 - Herring (P. T.), 1908 a et b. - The physiological action of extracts of the pituitary body and saccus vasculosus of certain fishes. + A contribution to the comparative anatomy and physiology of the pituitary body. *Quart. J. exp. Physiol.*, **1**, 187 - 188 et 271 - 272.

120 - Herring (P. T.), 1911. - The development of the elasmobranch pituitary *Quart. J. exp. Physiol.*, **4**, 183 - 191.

121 - Herring (P. T.), 1913. - Further observations upon the comparative anatomy and physiology of the pituitary body. *Quart. J. exp. Physiol.*, **6**, 73 - 108.

122* - HISAW (F. L.) et ABRAMOWITZ (A. A.), 1939. - Physiology of reproduction in the dogfishes, Mustelus canis and Squalus acanthias. *Rep. Woods Hole oceanogr Inst.*, 1938, 22.

123 - HISAW (F. L.), 1959. - Endocrine adaptations of the mammalian estrous cycle and gestation. In : *Comparative Endocrinology*, éd. par Gorbman, John Wiley, New-York; 533 - 552.

124 - HISAW (F. L. jr) et HISAW (F. L.), 1959. - Corpora lutea of elasmobranch fishes. *Anat. Rec.*, **135**, 269 - 277.

125 - HOBSON (A. D.), 1930. - A note on the formation of the egg-case of the skate. *J. mar. Biol. Assoc. U. K.*, **16**, 577 - 581.

126 - HOEFKE (W.), 1955. - Über den Bau des Saccus vasculosus einiger Tiefseefische. *Z. Zellforsch.*, **43**, 338 - 344.

127 - HOFMANN (M.), 1900. - Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertrebraten. *Z. Morph. Anthropol.*, **2**, 247 - 322.

128 - HOFMANN (M.), 1901. - Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. *Z. morph. Anthropol.*, **3**, 239 - 299.

129 - HOLMES (R. L.) et ZUCKERMAN (S.), 1960. - The evolution of the ideas on the innervation of the pituitary gland. *Anat. Anz.*, **109**, Suppl., 836 - 846.

130 - HOLZMANN (K.), 1960. - Histologische Untersuchungen am Organon Vasculosum Laminae terminalis von Balaenoptera borealis. *Z. Zellforsch.*, **51**, 336 - 347.

131 - HORSTMANN (E.), 1954. - Die Faserglia in der Hypophyse und im Saccus vasculosus von Torpedo marmorata. *Z. Zellforsch.*, **40**, 75 - 87.

132 - HOUSER (G. L.), 1901. - The neurones and supporting elements in the brain of a selachian. *J. comp. Neurol.*, **11**, 65 - 175.

133 - HOUSSAY (B. A.), BIASOTTI (A.) et SAMMARTINO (R.), 1935. - Modifications fonctionnelles de l'hypophyse après les lésions infundibulo-tubériennes chez le Crapaud. *C. R. Soc. Biol.*, **120**, 725 - 727.

134 - HOWES (N. H.), 1936. - A study of the histology of the pituitary of the skate. *Quart. J. micr. Sci.*, **78**. 637 - 652.

135 - HYRTL (J.), 1858. - Das arterielle Gefäss-System der Rochen. *Denkschr. Kais. Akad. Wiss.* Wien, math.-naturw. Kl., **15**, 1 - 36.

136 - HYRTL (J.), 1872. - Die Kopfarterien der Haifische. *Ibid.*, **32**, 263 - 275.

137 - JANSEN (W. F.) et VAN DE KAMER (J. C.), 1961. - Histochemical analysis and cytological investigations on the coronet-cells of the saccus vasculosus of the rainbow trout (Salmo irideus). *Z. Zellforsch.*, **55**, 370 - 378.

138 - JITARIU (P.) et SERBAN (A.), 1956. - Contributiuni la fiziologia sacului vascular de la unii pesti marini. *An. sti. Univ. Cuza Iasi*, sect. II, **2**, 45 - 53.

139 - JOHNSTON (J. B.), 1901. - The brain of Acipenser (A contribution to the morphology of the Vertebrate brain). *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog.*, **15**, 59 - 260.

140 - KATAGISHI (M.), 1961. - En japonais : Observations histologiques du saccus vasculosus chez les Poissons. *Arch. histol. jap.*, **21**, 369 - 385.

141 - KOBAYASHI (H.), BERN (H. A.), NISHIOKA (R. S.) et HYODO (Y.), 1961. - The hypothalamo-hypophyseal neurosecretory system of the parakeet, Melopsittacus undulatus. *Gener. Compar. Endocr.*, **1**, 545 - 564.

142 - KOLMER (W.), 1923. - Über das Vorkommen eines Knochenmark ähnlichen Gewebes bei einem Selachier (Knorpelmark von Chimaera monstrosa). *Anat. Anz.*, **56**, 529 - 534.

143 - KORITKÉ (J. G.) et DUVERNOY (H.), 1960. - Les connexions vasculaires du système porte hypophysaire. *Anat. Anz.*, **109**, Suppl., 786 - 806.

144 - Krause (R.), 1923. - Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Torpedo ocellata. *Walter de Gruyter*, Leipzig, Bd IV.

145* - Kupffer (C. von), 1894. - Die Deutung des Hirnanhanges. *Sitzgsb. Ges. Morph. Physiol.* München, 1894.

146 - Kurosumi (K.), Matsuzawa (T.) et Shibasaki (S.), 1962. - Electron microscope studies on the fine structures of the pars nervosa and pars intermedia, and their morphological interrelation in the normal rat hypophysis. *Gener. Comp. Endocr.*, **1**, 433 - 452.

147* - Kurotaki (M.), 1961. - The submicroscopic studies of the epithelium of saccus vasculosus in teleosts. *Acta anat. Nippon. Kaibo*, **36**, 277 - 288.

148 - Landsmeer (J. M. F.), 1960. - Les recherches actuelles sur la vascularisation de la région hypophysaire. *Anat. Anz.*, **109**, Suppl., 609 - 621.

149 - Langeron (M.), 1934. - Précis de Microscopie. *Masson*, Paris, 1934.

150 - Leloup (J.), 1949. - Iodémie et état sexuel chez Torpedo marmorata Risso. *C. R. Soc. Biol.*, **133**, 214 - 216.

151 - Leloup (J.) et Olivereau (M.), 1951. - Données biométriques comparatives sur la Roussette (Scyllium canicula L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, **2**, 182 - 209.

152 - Lenys (D.), 1962. - Etude morphologique des relations neurovasculaires hypothalamo-hypophysaires. *Thèse Médecine*, Nancy, **195**, p. dactyl.

153 - Legait (H.), 1957. - La vascularisation du lobe distal de l'hypophyse des Téléostéens comparée à celle des autres Vertébrés. *C. R. Soc. Biol.*, **151**, 1940 - 1943.

154 - Leray (C.) et Stahl (A.), 1961. - Le complexe préoptico-neurohypophysaire chez les Poissons, étudié à l'aide d'un nouveau colorant du neurosécrétat. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, Fr.*, **23**, 153 - 159.

155* - Lewis (M. R.) et Butcher (E. O.), 1936. - The separation of the hypophysis cerebri of certain Selachians (Squalus acanthias and Raja strabuliformis) into six distinct lobes. *Bull. Mt Desert Isl. Biol. Lab.*, January 1936, 16 - 18.

156 - Lundborg (H.), 1894. - Die Entwicklung der Hypophyse und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog.*, **7**, 667 - 687.

157 - Mc Manus (J. F. A.), 1946. - The histochemical demonstration of mucus after periodic acid. *Nature*, **158**, 202.

158 - Matty (A. J.), 1960 a. - Thyroidectomy of the dogfish, Scyllium canicula (L.), and the effect of dogfish thyroid upon the oxygen consumption of rats. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **33**, 689 - 697.

159 - Matty (A. J.), 1960 b. - Thyroid cycles in fish. *Symp. Zool. Soc. London*, **2**, 1 - 15.

160 - May (R. M.) et Veil (C.), 1938. - L'hypophyse de la Torpille (Torpedo marmorata Riss.). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **63**, 269 - 276.

161 - Mazzi (V.), 1952. - I fenomeni neurosecretori nel nucleo magnocellulare preottico dei Selaci e dei Ciclostomi. *Riv. Biol.*, **44**, 431 - 449.

162 - Mellinger (J. C. A.), 1960 a. - Contribution à l'étude de la vascularisation et du développement de la région hypophysaire d'un Sélacien, Scyliorhinus caniculus (L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **85**, 123 - 139.

163 - Mellinger (J.), 1960 b. - La circulation sanguine dans le complexe hypophysaire de la Roussette. *Ibid.*, **85**, 395 - 399.

164 - Mellinger (J.), 1960 c. - Esquisse structurale de l'appareil hypophysaire d'un Sélacien, Scyliorhinus caniculus (L.), pour servir de base à une étude expérimentale des corrélations neuro-endocriniennes. *C. R. Acad. Sci.. Fr.* **251**, 2422 - 2424.

165 - MELLINGER (J.), 1960 d. - Particularités de la vascularisation du sac vasculaire des Téléostéens. Essai d'interprétation. *Anat. Anz.* **109**, Suppl. 539 - 550.

166 - MELLINGER (J.), FOLLENIUS (E.) et PORTE (A.), 1962. - Présence de terminaisons neurosécrétoires sur les capillaires primaires du système porte hypophysaire de la Roussette (Scyliorhinus caniculus). Etude au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **254**, 1158 - 1159.

167 - MELLINGER (J.), 1962 a. - Existence de plusieurs systèmes neurosécrétoires hypothalamo-hypophysaires chez les Poissons Elasmobranches Scyliorhinus caniculus et Sc. stellaris. Microscopie ordinaire et microscopie électronique. *C. R. Acad Sci., Fr.*, **255**, 1789 - 1791.

168 - MELLINGER (J.), 1962 b. - Cytologie hypophysaire de Scyliorhinus caniculus (L.) et d autres Poissons Elasmobranches. Microscopie optique et microscopie électronique. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **255**, 2294 - 2296.

169 - MELLINGER (J.), 1963. - Etude histophysiologique du système hypothalamo-hypophysaire de Scyliorhinus caniculus (L.) en état de mélanodispersion permanente. *Gener. Comp. Endocr.*, **3**, 26 - 45.

170 - MERGNER (H.), 1961. - Die Blutversorgung der Lamina terminalis bei einigen Affen. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **165**, 140 - 185.

171 - METTEN (H.), 1939. - Studies on the reproduction of the dogfish. *Phil. Trans. Roy. Soc.* London, B, **230**, 217 - 238.

172 - MEURLING (P.), 1960. - Presence of a pituitary portal system in Elasmobranchs. *Nature*, **187**, N° 4734, 336 - 337.

173 - MEURLING (P.), 1962 - The relations between neural and intermediate lobes in the pituitary of Squalus acanthias. *Z. Zellforsch.*, **58**, 51 - 69.

174* - NECRASOV (O. C. N.) et SERBAN (A.), 1951. - Contributie la studiul morfologie al sacului vascular la pestii ososi. *Stud. Circet. Acad. române Fil. Iasi*, **2**, 522 - 582.

175 - NECRASOV (O.), ADASCALITEI (E.) et ONICEANU (E.), 1956. - Contributie la studiul structurii microscopice a sacului vascular la pestii ososi. *An. sti. Univ. Cuza Iasi*, sect. II, **2**, 73 - 117.

176 - NECRASOV (O.) et CARAMAN-ADASCALITEI (E.), 1958. - Contribution à l'étude du sac vasculaire des Elasmobranches. *Ibid.*, **4**, 291 - 301.

177 - NORRIS (H. W.), 1936. - The general morphology of the Elasmobranch hypophysis. *Anat. Rec.*, **64**, Suppl. 77 (Abstract).

178* - NORRIS (H. W.), 1940. - The plagiostome hypophysis : types of structure. *Anat. Rec.*, **76**, 50.

179* - NORRIS (H. W.), 1941. - The plagiostome hypophysis, general morphology and types of structures. *Grinnell College*, Iowa.

180 - OBERTI (C.), 1957. - Zur Kenntnis der Glia und Nerven der Adenohypophyse. *Z. Zellforsch.*, **46**, 252 - 258.

181 - O'DONOGHUE (C. H.), 1914. - Notes on the circulatory system of the Elasmobranchs : - 1. The venous system of the Dogfish (Scyllium canicula). *Proc. Zool. Soc. London*, **2**, 435 - 455.

182 - O'DONOGHUE (C. H.) et ABBOT (E. B.), 1928. - The blood vascular system of the spiny dogfish Squalus acanthias Linné, and Squalus sucklii Gill. *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, **55**, 823 - 894.

183* - OGURI (M.), 1960. - Some histological observations on the interrenal bodies of Elasmobranchs. *Bull. jap. Soc. sci. Fish.*, **26**, 481 - 485.

184 - OHARA (T.), 1958. - Une étude sur le Saccus vasculosus des Poissons. (En japonais, traduit). *Acta medica (Igaku Kenkyu)*, Jap., **28**, 750 - 773.

185 - OLIVEREAU (M.), 1949 a. - L'activité thyroïdienne de Scyllium canicula au cours du cycle sexuel. *C. R. Soc. Biol.*, **143**, 247 - 250.

186 - Olivereau (M.), 1949 b. - L'activité thyroïdienne chez Torpedo marmorata au cours du cycle sexuel. *C. R. Soc. Biol.*, **143**, 212 - 213.

187 - Olivereau (M.), 1954. - Hypophyse et glande thyroïde chez les Poissons Etude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes en particulier chez Salmo salar L. *Ann. Inst. océanogr. Monaco*, **29**, 95 - 296.

188 - Olsson (R.), 1959. - The neurosecretory hypothalamus system and the adenohypophysis of Myxine, *Z. Zellforsch.*, **51**, 97 - 107.

189 - Orias (O.), 1932. - Influence of hypophysectomy on the pancreatic diabetes of Dogfish. *Biol. Bull.*, **63**, 477 - 483.

190 - Palay (S. L.), 1960 a. - Fine structure of neurosecretory cells in the preoptic nucleus of fishes. *Proc. Europ. Reg. Conf. Electr. Micr.*, Delft 1960, 831.

191 - Palay (S. L.), 1960 b. - The fine structure of secretory neurons in the preoptic nucleus of the Goldfish (Carassius auratus). *Anat. Rec.*, **138**, 417 - 443.

192 - Parker (T. J.), 1886. - On the blood-vessels of Mustelus antarcticus : a contribution to the morphology of the vascular system in the Vertebrates. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **177**, 685 - 732.

193 - Pearse (A. G. E.), 1948. - Cytochemistry of the gonadotropic hormones. *Nature*, **162**, 651.

194 - Pearse (A. G. E.), 1960. - Histochemistry, theoretical and applied. Churchill, London, 2e édition.

195 - Perks (A. M.), Dodd (M. H. I) et Dodd (J. M.), 1960. - A neurohypophyseal principle in the elasmobranch pituitary. *Nature*, **185**, 850 - 851.

196 - Pettit (A.), 1906. - Sur l'hypophyse de Centroscymnus coelopepsis Boc. et Cap. *C. R. Soc. Biol.*, 1906/2, 62 - 64.

197 - Peyrot (A.), 1960. - La vascularisation de l'hypophyse du Triton crêté (Triturus cristatus carnifex Laur.) en conditions normales et après interruption de ses connexions avec l'hypothalamus. *Arch. Anat. micr. Morphol. expér.*, **49**, 411 - 429.

198 - Pickford (G. E.) et Atz (J. W.), 1957. - The physiology of the pituitary gland of Fishes. *New-York Zool. Soc.*, New-York.

199 - Pitotti (M.), 1938. - Interreni, surreni, maturità sessuale e gestazione nei Selaci. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*. **17**, 20 - 33.

200 - Pokorny (F.), 1926. - Zur vergleichenden Anatomie der Hypophyse. *Zeitschr. Anat. Entw.*, **78**, 308 - 331.

201 - Popa (G. T.) et Fielding (U.), 1930. - A portal circulation from the pituitary to the hypothalamic region. *J. Anat.*, **65**, 88 - 91.

202* - Porter (K. R.), 1957. - *Harvey Lectures*, **51**, 175; cité par Bargmann et Knoop, 1962.

203 - Pritchard (A. W.) et Gorbman (A.), 1960. - Thyroid hormone treatment and oxygen consumption in embryos of the spiny dogfish. *Biol. Bull.*, **119**, 109 - 119.

204 - Rabl-Rückhardt (H.), 1883. - Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. *Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.*, 1883, 279 - 322.

205 - Ranzi (S.), 1936. - Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei den Selachiern. *Naturwiss.*, **24**, 642 - 646.

206 - Ranzi (S.)., 1937. - Le transformazioni della femina dei Selachi durante la gestazione. *Monit. zool. ital.*, **47**, Suppl., 29 - 31.

207 - Retzius (G.), 1895. - Über ein den Saccus vasculosus entsprenchendes Gebilde am Gehirn des Menschen und anderer Säugethiere. *Biol. Untersuch.*, neue Folge, Bd VII.

208 - Rex (H.), 1891. - Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. *Morph. Jahrbuch,* **17**, 417 - 466.

209 - Rohon (J. V.), 1877. - Das Zentralorgan des Nervensystems der Selachier. *Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien,* math.-naturw. 1, **38**, 43 - 108.

210 - Romeis (B.), 1940. - Hypophyse. In : *Möllendorf's Handbuch mikr. Anat des Menschen,* Springer, Berlin, Bd. VI/3.

211 - Sanders (A.), 1886. - Contributions to the anatomy of the central nervous system in the vertebrate animals : Plagiostomata. *Phil. Trans. Roy. Soc.* London, **177**, 733 - 766.

212 - Sato (M.) et Kurotaki (M.), 1958. - En japonais : Notes sur le saccus vasculosus de certains Poissons du Japon. *Jap. J. Ichthyol.*, **7**, 39 - 44. Résumé anglais.

213* - Saviano (M.), 1947. - Ricerche sull'azione diabetogena dell'allossana nei selaci, ulteriori osservazioni sul comportamento della glicemia e di esame istologico del pancreas. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **23**, 1290.

214 - Sawyer (W. H.), Munsick (R. A.) et Van Dyke (H. B.), 1961. - Pharmalogical characteristics of the active principles in neurohypophyseal extracts from several species of fishes. *Endocr.*, **68**, 215 - 225.

215 - Scharrer (E.), 1928. - Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. I. Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, **7**, 1 - 38.

216 - Scharrer (E.), 1936. - Vergleichende Untersuchungen über die zentralen Anteile des vegetativen Systems. *Zeitschr. Anat. Entw.*, **106**, 170 - 192.

217 - Scharrer (E.), 1948. - The blood vessels of the saccus vasculosus. *Anat. Rec.*, **100**, Abstract, 756.

218 - Scharrer (E.), 1952. - Das Hypophysen-Zwischenhirnsystem von Scyllium stellare. *Z. Zellforsch.*, **37**, 196 - 204.

219 - Scharrer (E.), 1954. - Das Hypophysen-Zwischenhirnsystem der Wirbeltiere. *Anat. Anz.*, **100**, Suppl., 5 - 29.

220 - Scharrer (E.) et Scharrer (B.), 1954. - Neurosecretion. In : *Möllendorf's Handbuch mikr. Anat. des Menschen;* Springer, Berlin, Bd. VI/5, 952 - 1066.

221* - Schimkevici (V.), 1922. - Curs de anatomica comparata a animalelor vertebrate. Cité par Jitariu et Serban, 1956.

222 - Speciale (L.), 1947 - L'ipofisi dei Selaci (Ricerche in Pristiurus melanostomus). *Monit. zool. ital.*, **56**, 229 - 231.

223 - Stahl (A.) et Seite (R.), 1960 a. - Contribution à l'étude du sac vasculaire des Poissons Téléostéens. *C. R. Soc. Biol.*, **54**, 1020 - 1022.

224 - Stahl (A.) et Seite (R.), 1960 b. - Contribution à l'étude histochimique du sac vasculaire des poissons téléostéens. *Ann. d'Histoch.*, **5**, 113 - 120.

225 - Stendell (W.), 1913. - Zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Hypophysis cerebri. *Arch. mikr. Anat.*, **82**, 289 - 332.

226 - Stendell (W.), 1914. - Die hypophysis cerebri. In : *Oppel's Lehrbuch vergl. mikr. Anat. Wirbeltiere,* Fischer, Iena, Bd. VIII, 168 p.

227 - Sterzi (G.), 1904. - Intorno alla struttura dell'ipofisi nei vertebrati. *Atti Acad. Sci. veneto-trentino-istriana, Cl. sci natur. ecc., Padova,* **1**, 70 - 141.

228 - Sterzi (G.), 1909. - Il sistema nervoso centrale dei Vertebrati. Ricerche anatomiche ed embriologiche. Vol. sec. : Pesci, Libro I : Selaci, Parte I : Anatomia. *A. Draghi,* Padova, 985 p.

229* - Sterzi (G.), 1912. - *Ibid.,* Parte II : 1148 p.

230 - Stieda (L.), 1868. - Studien über das zentrale Nervensystem der Knochenfische. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **18**, 1 - 70.

231 - Stutinsky (F.), 1957. - Recherches morphologiques sur le complexe hypothalamo-neurohypophysaire. *Bull. Micr. Appl.*, Mémoire hors série N° **2**, 90 p.

232 - Stutinsky (F.), 1958. - Rapports du neurosécrétat hypothalamique avec l'adénohypophyse dans des conditions normales et expérimentales. In : « *Pathophysiologia Diencephalica* », *Sympos. Internat.* Milan, mai 1956, publié par S. B. Curri et L. Martini; pp. 78 - 103; Springer, Wien, 1958.

233 - Te Winkel (L. E.), 1950. - Notes on ovulation, ova, and early development in the smooth dogfish, Mustelus canis. *Biol. Bull.*, **99**, 474 - 486.

234* - Tilney (F.), 1911. - Contribution to the study of the hypophysis cerebri with special reference to its comparative histology. *Mem. Wistar Inst.*, 2, Philadelphia.

235* - Tinacci (F.), 1947. - L'azione di alcune sostanza antitiroidee (tiouracile, metiltiouracile e aminotiazolo) sul Mustelus laevis. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **28**, 575 - 578.

236* - Tinacci (F.), 1948. - *Idem. Publ. Staz. Zool.* Napoli, **21**, 124 - 131.

237 - Trojan (E.), 1906. - Ein Beitrag zur Morphologie des Tiefseefischgehirns. *Mem. Mus. comp. Zool. Harvard College*, **30**, 215 - 256.

238 - Ussow (M.), 1882. - De la structure des lobes accessoires de la moelle épinière de quelques poissons osseux. *Arch. Biol.*, **3**, 605 - 658.

239 - Van de Kamer (J. C.), 1955. - The region of the recessus posterior in Scylliorhinus caniculus. *Pubbl. Staz. Zool.* Napoli, **27**, 271 - 276.

240 - Van de Kamer (J. C.), 1958. - Histologische und zytologische Untersuchungen über das Ependym und seine Abkömmlinge (insbesondere die Epiphyse und den Saccus vasculosus), bei niederen Vertebraten. *Experientia*, **14**, 161 - 166.

241 - Van de Kamer (J. C.) et Schuurmans (A. J.), 1953. - Development and structure of the Saccus Vasculosus of Scylliorhinus caniculus (L.). *J. Embr. exp. Morph.*, **1**, 85 - 96.

242 - Van de Kamer (J. C.) et Verhagen (T. G.), 1954. - The cytology of the neurohypophysis, the saccus vasculosus and the recessus posterior in Scylliorhinus caniculus (Preliminary communication). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, C, **57**, 358 - 364.

243 - Van de Kamer (J. C.) et Verhagen (T. G.), 1955. - A cytological study of the neurohypophysis of Scylliorhinus canicula. *Z. Zellforsch.*, **42**, 229 - 246.

244 - Van de Kamer (J. C.), Boddingius (J.) et Boender (J.), 1960. - On the structure and the function of the saccus vasculosus of the rainbow trout (Salmo irideus). *Z. Zellforsch.*, **52**, 494 - 500.

245 - Viault (F.), 1876. - Recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes. *Arch. Zool. exp. génér.* **5**, 441 - 528.

246 - Vivien (J. H.), 1939 a. - Relations hypophyso-génitales chez quelques téléostéens et sélaciens. *C. R. Soc. Biol.*, **131**, 1222 - 1224.

247 - Vivien (J. H.), 1939 b. - Rôle de l'hypophyse dans le déterminisme sexuel chez les poissons. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **64**, 141.

248 - Vivien (J. H.), 1940. - Quelques résultats expérimentaux concernant les relations hypophyso-génitales chez un sélacien. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **210**, 230 - 231.

249 - Vivien (J. H.), 1941. - Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses relations avec l'appareil génital, la thyroïde et les corps interrénaux chez les poissons sélaciens et téléostéens. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **75**, 257 - 309.

250 - VIVIEN (J. H.), 1954. - Quelques exemples de l'utilisation du germe et de l'embryon de Sélacien dans les recherches expérimentales concernant la régulation, les paragénèses, l'organogénèse et la physiologie embryonnaire. *Arch. Anat. Histol. Embr.*, **37**, 163 - 174.

251 - VIVIEN (J.), 1958. - Les glandes endocrines. In : Grassé, *Traité de Zoologie*, tome XIII, fasc. 2, « Agnathes et Poissons », 1470 - 1544.

252 - VIVIEN (J. H.) et RECHENMANN (R.), 1954. - Etude sur la fonction thyroïdienne de l'embryon de sélacien. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 170 - 172.

253 - WALLENBERG (A.), 1907. - Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. *Anat. Anz.*, **31**, 369 - 399.

254 - WARING (H.), 1938. - Chromatic behaviour in Elasmobranchs. *Proc. Roy. Soc. London*, B, **125**, 264 - 282.

255 - WATERMAN (A. J.), 1959. - Thyroid of the fetal dogfish, Squalus acanthias. *Anat. Rec.*, **133**, Abstract, 439.

256 - WINGSTRAND (K. G.), 1951. - The structure and development of the avian pituitary (from a comparative and functional viewpoint). *Doct. Thesis*, Lund, 1951, Gleerup, 316 p.

257* - WINGSTRAND (K. G.), 1956. - The structure of the pituitary of the African lungfish, Protopterus annectens (Owen). *Vidensk. Medd. Dansk. Naturhist. Foren.*, **118**, 193 - 210.

258 - WITSCHI (E.), 1955. Vertebrate gonadotrophins. *Mem. Soc. Endocr.*, **4**, 149 - 165.

259 - WOERDEMAN (M. W.), 1915. - Vergleichende Ontogenie der Hypophysis. *Arch. mikr. Anat.*, **86**, 198 - 291.

260 - WORTHINGTON (W. C. jr), SHEALY (J. R.) et BLAKELY (J. L.), 1961. - Histologic studies on the neurohypophysis of the living frog. *Z. Zellforsch.*, **55**, 635 - 648.

261* - ZEZZA (P.), 1937. - Tiroide, maturità sessuale e gestazione in Torpedo ocellata. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **12**, 74 - 76.

262 - ZWILLENBERG (L. O.), 1961. - Histochemische Beobachtungen am Saccus vasculosus der Forelle. *Z. Zellforsch.*, **54**, 437 - 442.

Mémoire déposé à Strasbourg, le 29 janvier 1963

Le Président de thèse :

J. H. VIVIEN

Vu, Strasbourg, le 29 janvier 1963

Le Doyen :

Georges MILLOT

Vu et permis d'imprimer, Strasbourg, le 30 janvier 1963

Le Recteur de l'Académie de Strasbourg
Président du Conseil de l'Université :

J. F. ANGELLOZ

Dép. lég. IIIe tr./63 - Impr. Nº 955

IMPRIMERIE ALSATIA COLMAR
10, rue Bartholdi